

**Zeitschrift:** Eclogae Geologicae Helvetiae  
**Herausgeber:** Schweizerische Geologische Gesellschaft  
**Band:** 81 (1988)  
**Heft:** 3

**Artikel:** Ontogenèse et évolution des Amaltheidae (Ammonoidea)  
**Autor:** Meister, Christian  
**Kapitel:** 2: L'ontogenèse des Amaltheidae  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-166202>

#### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

#### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

#### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 09.02.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

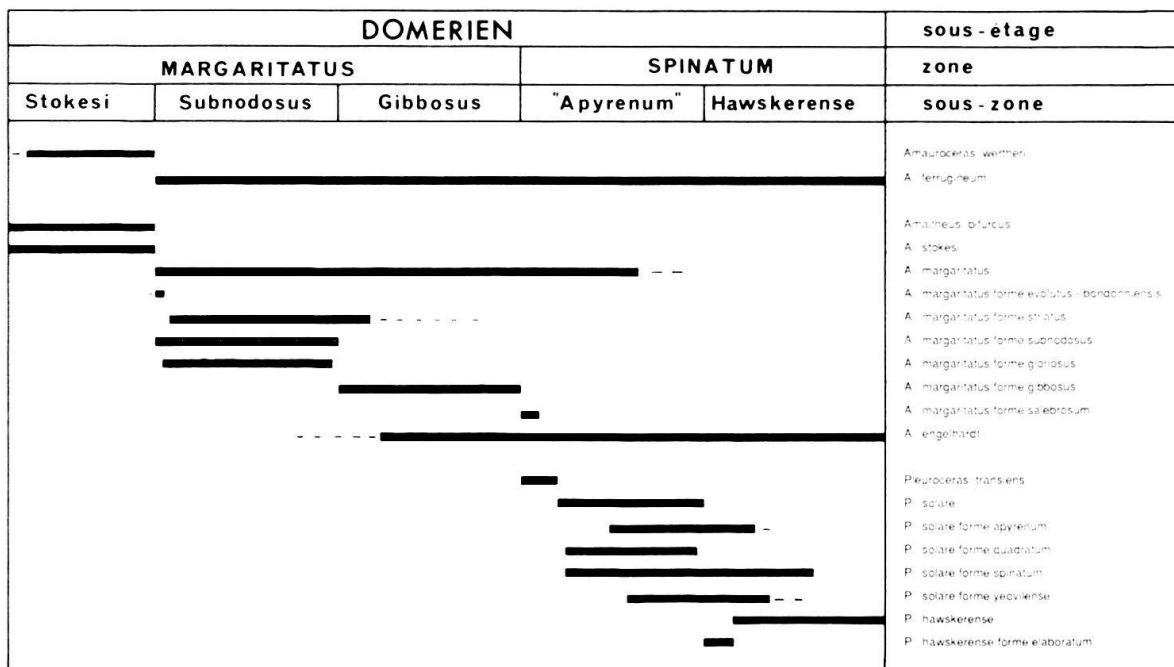


Fig. 1. Distribution verticale des Amaltheidae.

## 2. L'ontogenèse des Amaltheidae

## 2.1 *Les Amaltheus et les Amauroceras*

L'analyse des morphologies relatives (O/D, E/D, densité costale ( $\sigma$ ), intensité des tubercules ou encore force de l'ornementation) est basée sur une biométrie classique. Ces indices morphologiques («shape» sensu ALBERCH et al. 1979) mis en relation avec le diamètre (taille) de l'ammonite qui est supposé être ici la meilleure indication de l'âge de ces formes («age» sensu ALBERCH et al.) permet de tracer des itinéraires ontogénétiques et surtout de les comparer. Les concepts ontogénétiques et évolutifs sur lesquels nous basons cette étude ont été analysés en détail par GOULD (1979), ALBERCH et al. (1979), DOMMERGUES et al. (1986), et le mode de construction des diagrammes et des cartouches est expliqué et précisé dans MAC NAMARA (1981, 1986), DOMMERGUES (1986) et DOMMERGUES & MEISTER (1986).

### 2.1.1 Les Amaltheidae du Domérien inférieur (sous-zone à *Stokesi*): *Amaltheus bifurcus* (HOWARTH) – *Amaltheus stokesi* (SOWERBY) – *Amauroceras wertheri* (LANGE)

Les premiers Amaltheidae sont représentés par *Amaltheus bifurcus*, *A. stokesi* et *A. wertheri*. Ces formes de même âge et morphologiquement proches (voir description chez HOWARTH 1957, 1958, p. 2, 3, 6; JORDAN 1960, p. 18–20; MEISTER, 1986, p. 91, 92, 98) s'enracinent en toute vraisemblance dans les Liparoceratidae «capricornes» (voir discussion p. 791).

Pour établir les trajectoires ontogénétiques de *A. bifurcus* et *A. stokesi*, comme d'ailleurs pour chacune des analyses ontogénétiques de ce travail, nous avons choisi des

individus à morphologie très caractéristique. Par conséquent les formes à morphologie intermédiaire où plutôt leurs itinéraires ontogénétiques seront situés entre ceux des formes ainsi sélectionnées.

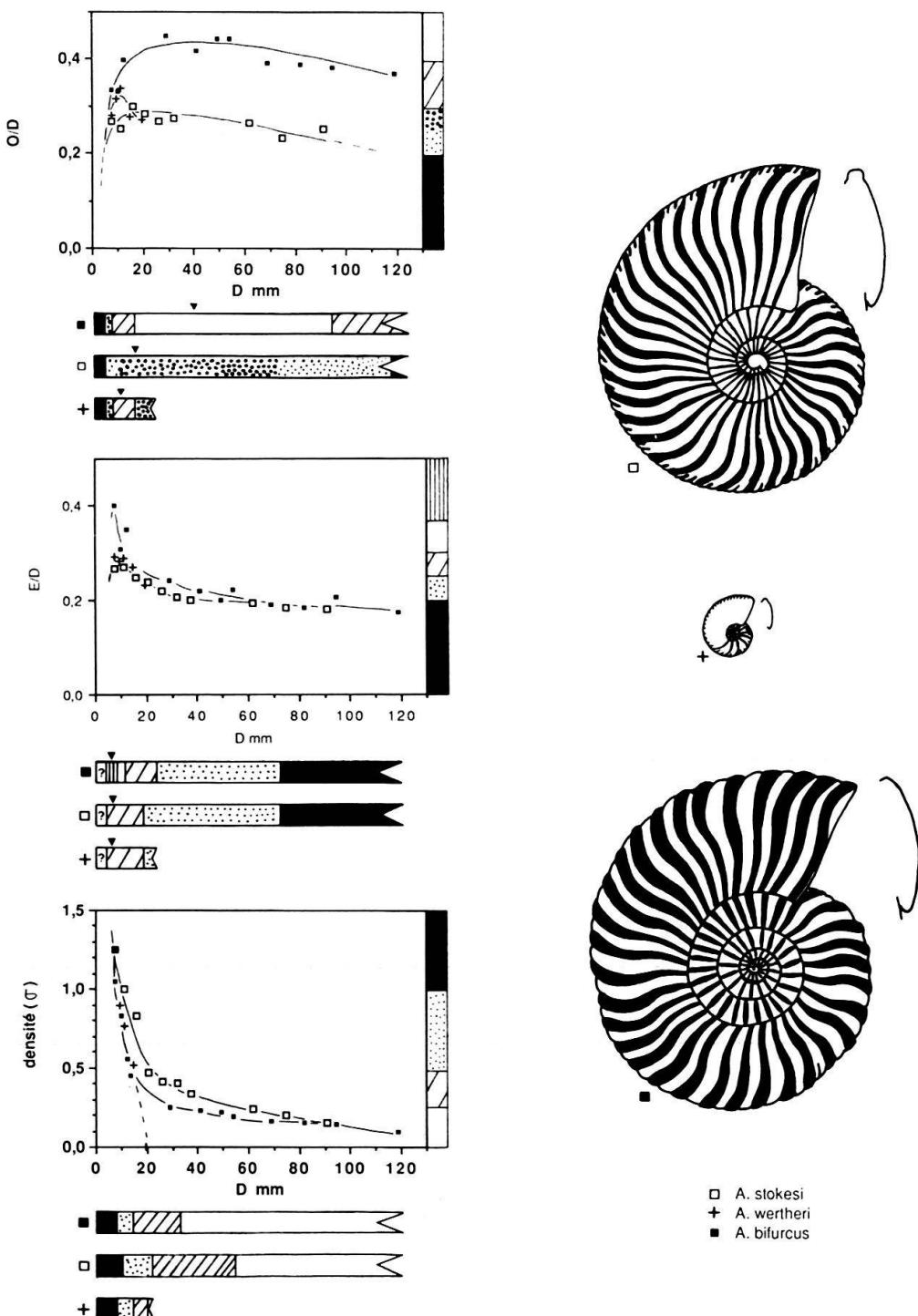


Fig. 2. Trajectoires ontogénétiques de *Amaltheus bifurcus* (HOWARTH), *A. stokesi* (SOW.) et *Amauroceras wertheri* (LANGE) pour l'ombilical ( $O/D$ ), l'épaisseur relative des tours ( $E/D$ ) et la densité costale ( $\sigma$ ) par rapport au diamètre ( $D$ ). Les cartouches illustrent directement les différents stades ontogénétiques.

Si on admet l'origine des Amaltheidae parmi le groupe des *Oistoceras* du Carixien, *A. bifurcus* dont la morphologie des tours internes évoque celle des dernières formes capricornes (BUCKMAN 1913; HOWARTH 1957, 1958; TINTANT et al. 1961; DOMMERGUES 1979, 1984; PHELPS 1983; MEISTER 1986) doit être choisi comme forme de référence lorsqu'on le compare à *A. stokesi*. En effet chez *bifurcus*, la morphologie de type *Oistoceras* est encore présente dans les stades jeunes bien qu'elle disparaîsse assez rapidement au cours de la croissance au profit d'une morphologie de type *stokesi* «grossier».

L'analyse de l'ombilic (O/D) à différents stades de la croissance montre la similitude globale des trajectoires ontogénétiques de *stokesi* et de *bifurcus* (fig. 2). Cependant ces trajectoires sont décalées c'est-à-dire que la séquence ontogénétique de *stokesi* est altérée par hétérochronie si l'on prend celle de *bifurcus* comme référence. La trajectoire ontogénétique de ces individus constituée d'un tronçon de pente positive, d'un point d'inflexion et d'un tronçon de pente négative, peut être décomposée en deux phases principales: une première phase de dynamique hétérochronique et une deuxième phase de rééquilibrage de la morphologie. Ce type de trajectoire ontogénétique, que nous retrouvons chez tous les groupes étudiés, est discutée dans l'appendice 1 où sont également évoqués l'interprétation en terme d'hétérochronies ainsi que les résultats morphologiques que l'on peut en tirer. Pour l'ensemble des Amaltheidae primitifs, *bifurcus* représente le pôle évolutive et *stokesi* le pôle involutive. Ainsi jusqu'à un diamètre d'environ 20 mm, *stokesi* présente un fort ralentissement (paedomorphose par néoténie) par rapport à *bifurcus*, puis à partir du point d'inflexion les différences tendent à s'annuler et les trajectoires ont des pentes assez voisines. Cette deuxième étape correspond à la phase de rééquilibrage des morphologies dont le résultat morphologique pour *stokesi* se traduit, ainsi que l'indiquent les cartouches, par une peramorphose.

*Remarque.* – Comme cela est signalé dans l'appendice 1 pour ce type de courbe ontogénétique, nous tiendrons compte dans cette deuxième phase du développement ontogénétique uniquement des conséquences morphologiques mises en évidence dans les cartouches et non de la dynamique hétérochronique globale induite dans les stades juvéniles et dont les conséquences subsistent durant toute la croissance. Chez ces Amaltheidae de la sous-zone à *Stokesi*, tout paraît donc se jouer essentiellement dans les stades jeunes où le taux de changement de la morphologie (ALBERCH et al. 1979) est le plus important. Par la suite, celui-ci varie peu d'une espèce à l'autre et en règle générale il tend à diminuer.

Cette observation est également valable pour E/D, où cette fois la première phase liée à une dynamique hétérochronique est à peine esquissée par *stokesi* qui paraît être toutefois décalé à nouveau vers une tendance paedomorphique par néoténie. Au delà du point d'inflexion, à partir d'environ 10 mm de diamètre, la phase de rééquilibrage de la morphologie s'étend jusqu'au stade adulte. Du point de vue du résultat morphologique (voir cartouches), *stokesi* est peramorphique par rapport à *bifurcus*.

Dans le cas de la densité costale, les trajectoires, plus simples, sont caractérisées par une pente négative qui est très forte jusqu'à environ 10 à 20 mm de diamètre et qui par la suite tend à se stabiliser. L'itinéraire ontogénétique de *A. stokesi* présente aussi un décalage par rapport à celui de *A. bifurcus*. La morphologie de *stokesi* pour  $\sigma$  est plus ralentie (paedomorphose par néoténie) entre un diamètre d'environ 10 à 90 mm par rapport à celle de *bifurcus*.

*Remarque.* – Lorsque l'on considère *bifurcus* et *stokesi* de façon globale c'est surtout la fermeture de l'ombilic, le développement de tours comprimés, l'individualisation de la carène qui nous sautent aux yeux, c'est-à-dire la morphologie adulte amaltheiforme. En fait on observe uniquement les conséquences morphologiques (phase de rééquilibrage) interprétées ici en termes de peramorphose et on néglige les événements qui se sont passés à très petit diamètre et qui eux sont vraisemblablement liés à une dynamique hétérochronique influençant de façon presque définitive tout le reste du développement ontogénétique de ces formes.

Ainsi chez ces *Amaltheus* du Domérien inférieur, la dynamique hétérochronique qui se déroule jusqu'à un diamètre d'environ 10 à 20 mm se fait pour O/D et E/D par paedomorphose selon un mode néoténique. A partir de ce diamètre les conséquences morphologiques chez la forme dérivée *stokesi* sont peramorphiques. Lors de cette phase de rééquilibrage des morphologies, celles-ci tendent à se rapprocher. Dans les faits, on assiste toujours mais de façon plus ou moins prononcée selon les formes envisagées à une tentative d'acquisition d'une morphologie caractéristique de *stokesi*. Pour la densité costale tout se joue simplement en paedomorphose par néoténie avec également un taux de changement de forme plus important (tronçon de pente fortement incliné) jusqu'au diamètre «critique» de 10 à 20 mm.

Dans la figure 2 nous avons associé *Amauroceras wertheri* qui est une forme contemporaine de *A. stokesi* et de *A. bifurcus* et qui est caractérisée par une petite taille adulte (D = environ 20 mm). Globalement c'est une forme progénétique (paedomorphique). C'est manifestement un décalage ontogénétique affectant l'âge biologique (développement germinal sensu ALBERCH et al. 1979 et in DOMMERGUES et al. 1986) qui prédomine chez *wertheri* et qui semble oblitérer les autres altérations ontogénétiques observées. Pour O/D l'itinéraire de *wertheri* tout en gardant le même style de trajectoire, occupe une position intermédiaire entre *bifurcus* et *stokesi*. Si l'on tient compte uniquement du déroulement du développement somatique pour ce caractère, *A. wertheri* est soumis dans une première phase à une néoténie (paedomorphose) par rapport à *bifurcus*; puis à partir du point d'infexion situé vers 10 mm de diamètre les résultats morphologiques qui se manifestent lors de la phase de rééquilibrage sont peramorphiques (appendice 1). Pour E/D, l'itinéraire de *wertheri* coïncide avec celui de *stokesi*, seul le critère de la taille adulte change. Par rapport à la forme de référence *bifurcus*, l'espèce de LANGE se comporte donc comme *stokesi* (voir plus haut). Pour la densité costale au contraire, l'itinéraire ontogénétique de *wertheri* est identique à celui de *bifurcus*: par conséquent seule la progenèse peut être mise en évidence. En fait par rapport à *bifurcus*, *wertheri* est affecté par une combinaison d'hétérochronies dont une est liée au taux de changement de formes (néoténie) et l'autre à la taille adulte (ici la progenèse). Cette combinaison d'hétérochronies (progenèse néoténique), peut être qualifiée d'hyperpaedomorphose sensu DOMMERGUES et al. (1986, p. 347). Toutes ces observations peuvent être interprétées ou du moins être concomitantes avec une hypothèse de l'existence d'un dimorphisme sexuel entre *wertheri* et le groupe *bifurcus-stokesi*.

2.1.2 Les Amaltheidae du Domérien moyen (sous-zone à *Subnodosus*): *Amaltheus margaritatus* (DE MONTFORT) sensu stricto – *A. margaritatus* forme *subnodosus* (Y. et B.)  
– *A. margaritatus* forme *gloriosus* (HYATT)

Ce groupe d'Amaltheidae succède directement aux *A. bifurcus*–*A. stokesi* (cf. fig. 25). Il est caractérisé par une forte variabilité où les différences morphologiques ne semblent être dues qu'à des phénomènes de pera et paedomorphose parfois complexes. Remarquons que toutes les formes analysées dans cet exemple proviennent du même niveau (niv. 126 (30 cm < niv: 125): Rivièvre-sur-Tarn) et appartiennent à une faune de taille adulte assez petite. Notons encore que les *margaritatus* adultes atteignent facilement plus de 10 cm de diamètre; *gloriosus* peut aller jusqu'à 7 cm (HOWARTH 1957, pl. 3, fig. 3) bien que leur taille adulte moyenne reste située autour de 4 à 5 cm. Ce sont les formes *subnodosus* qui demeurent dans l'ensemble les plus petites (4 à 5 cm de diamètre). Dans la figure 3, les pôles à morphologies les plus contrastées sont représentés par *A. gloriosus* et par *A. margaritatus* forme fine.

C'est *A. margaritatus* s.s. à ornementation fine qui est choisie comme la forme de référence, d'une part parce que *margaritatus* s.s. fait partie de la lignée principale des *Amaltheus* qui regroupe les *A. bifurcus* – *stokesi*, *A. margaritatus* s.s. et *A. engelhardti*. D'autre part *margaritatus* s.s. occupe une position plus ou moins intermédiaire entre les morphologies les plus contrastées représentées par un pôle lisse (*engelhardti*, forme *striatus*) et par un pôle grossier (formes *gloriosus*, *gibbosus*, *salebrosum*). Pour l'ombilic (O/D) la trajectoire ontogénétique présente d'abord un tronçon de pente positive, un point d'infexion qui correspond à une inversion de tendance et un tronçon de pente négative. Si les itinéraires ontogénétiques des *A. margaritatus* «fin et grossier» coïncident, ceux de *A. forme subnodosus* et de *A. forme gloriosus*, formes plus évolutes, présentent dans la première phase de leur développement ontogénétique (appendice 1) un décalage vers une tendance de plus en plus peramorphique (accélérée) jusqu'au point d'infexion qui se situe respectivement vers 20 mm de diamètre. A partir de ce diamètre qui correspond chez ces faunes de petite taille à l'acquisition de la morphologie adulte c'est-à-dire au développement d'une morphologie plus comprimée, d'une ornementation plus fine et d'un ombilic relativement plus fermé, la deuxième phase de leur ontogenèse (phase de rééquilibrage) présente en termes de résultats morphologiques une paedomorphose chez les formes *gloriosus* et *subnodosus* par rapport à la forme de référence. Chez ces deux formes «grossières», se surimpose également une hétérochronie du développement liée à l'acquisition d'une taille adulte plus petite que celle de la forme de référence (*margaritatus*); il s'agit d'une progenèse si le critère de la taille permet une bonne approximation de l'âge de l'ammonite (voir DOMMERGUES 1988).

Pour E/D, on observe une trajectoire où s'exprime dans la phase de dynamique hétérochronique un prolongement de la phase ontogénétique jusqu'au point d'infexion situé entre 10 et 20 mm de diamètre. Cette altération ontogénétique a les mêmes conséquences morphologiques qu'une accélération → peramorphose. Il s'agit ici d'un prolongement de la morphologie épaisse chez la forme *gloriosus*. A partir du point d'infexion, soit vers 10 à 20 mm de diamètre, on assiste à un réajustement et à une stabilisation des morphologies (phase de rééquilibrage) vers une morphologie proche de celle de la forme de référence. Ainsi la forme *gloriosus* et particulièrement la forme *subnodosus* tendent à acquérir dans la morphologie adulte (loge d'habitation) des tours plus comprimés voisins

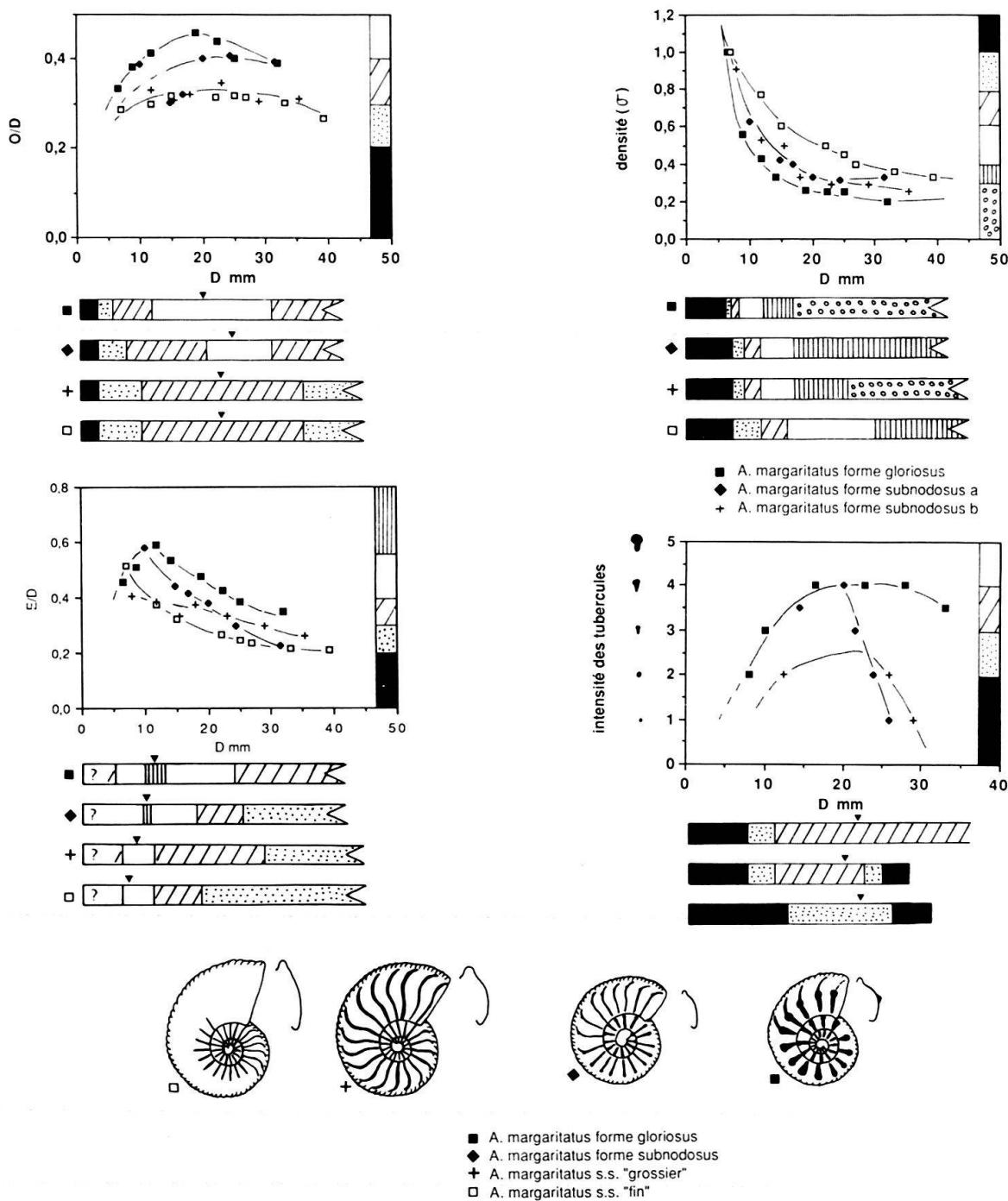


Fig. 3. Trajectoires ontogénétiques de *Amaltheus margaritatus* (DE MONTFORT) s.s., *A. margaritatus* forme *subnodosus* (Y. & B.) et *A. margaritatus* forme *gloriae* (HYATT) pour l'ombilic (O/D), l'épaisseur relative des tours (E/D), la densité costale ( $\sigma$ ) et la tuberculation par rapport au diamètre (D). Les cartouches illustrent directement les différents stades ontogénétiques.

ou identiques à ceux de *A. margaritatus* s.s. En termes de résultats morphologiques cela se traduit par une paedomorphose.

*Remarque.* — La présence de tubercles est un caractère morphologique important chez les Amaltheidae: leur intensité varie énormément d'un individu à l'autre ou sur un même individu et pour pouvoir les traiter graphiquement nous avons codifié leur intensité

(fig. 3). Nous les avons donc traités comme des individus indépendants et leur ontogénèse individuelle est traitée comme telle. Pour ce caractère, nous nous préoccupons donc uniquement des stades ontogénétiques qui possèdent la tuberculation, par conséquent les stades adultes ne figureront pas forcément dans ce type de diagramme. Par exemple la tuberculation chez *A. margaritatus* n'est présente que dans les tours internes et seuls ces stades juvéniles figureront dans ce type de diagramme.

Pour l'intensité des tubercules, les itinéraires ontogénétiques présentent à nouveau un tronçon de pente positive et un tronçon de pente négative, c'est-à-dire que chez un même individu il se développe deux tendances ontogénétiques opposées: l'une initiale liée à la mise en place de ce caractère (phase de dynamique hétérochronique) et qui est peramorphique (accélération «hypermorphique») jusqu'à un diamètre d'environ 15 à 20 mm. Et l'autre, au-delà du point d'inflexion lié à la phase de rééquilibrage morphologique est caractérisée par une tendance paedomorphique liée à la disparition de ce caractère. Chez *A. margaritatus* s.s. et *A. margaritatus* forme *subnodosus*, la tuberculation ayant atteint son maximum d'intensité vers 20 mm de diamètre, celle-ci décroît assez rapidement pour disparaître vers une trentaine de millimètres de diamètre. Alors que chez *A. form gloria*s elle se stabilise et persiste jusque vers la fin de la loge d'habitation où elle diminue un peu en intensité (légère paedomorphose). Chez ces *Amaltheus* du Domérien moyen, toutes les morphologies adultes tendent à se ressembler (tendance plus ou moins marquée des itinéraires ontogénétiques à se regrouper vers l'itinéraire de *A. margaritatus* s.s.). Cela exprime chez ces formes une tentative plus ou moins réussie à l'acquisition en fin de croissance d'une morphologie de type *margaritatus* s.s. C'est donc dans les tours internes et moyens que les différences morphologiques sont le plus accentuées. Ce groupe d'Amaltheidae reflète bien, à notre avis, une séquence de variabilité très large allant des formes involutes comprimées, à ornementation fine et dense à des formes évolutes, plus larges, épineuses et à costulation espacée et forte. L'itinéraire ontogénétique de la forme *subnodosus* souligne encore cette observation, par sa position qui demeure la plupart du temps intermédiaire entre celle de *margaritatus* et celle de la forme *gloria*s. En fait la forme *subnodosus* suit un développement ontogénétique quasiment identique à celui de la forme *gloria*s lors de la première phase (phase de dynamique hétérochronique). Dans la seconde étape de son ontogenèse (phase de rééquilibrage morphologique) qui débute vers 20 mm, elle se rapproche nettement d'une morphologie de type *margaritatus*. L'itinéraire de *A. margaritatus* «grossier» est dans l'ensemble peu décalé par rapport à celui de la forme de référence. Par commodité pour la compréhension et pour conserver la nomenclature liée à l'échelle biochronologique, nous garderons les noms de *subnodosus*, *gloria*s bien que ces derniers reflètent uniquement une morphologie un peu particulière au sein de la variabilité des *margaritatus* de cette époque. Afin de préciser qu'il s'agit d'une variabilité morphologique, nous les appellerons *A. margaritatus* forme *subnodosus* et *A. margaritatus* forme *gloria*s. Ce type de dénomination est également valable pour les autres groupes analysés dans ce travail.

Associés aux premiers *A. margaritatus* (fig. 4), il existe des formes de petite taille telles *evolutus* dont l'holotype ressemble à des tours internes de *gloria*s tout en restant non épineux ou encore *A. bondoniensis* (forme proche de la fig. 4 et 5, pl. 1, FRENTZEN 1937), également non tuberculé et qui ressemble à *subnodosus*. Ces formes globalement paedomorphiques du point de vue de la tuberculation par rapport aux formes *gloria*s et *subnodosus* ont un cachet tout à fait primitif pour ce groupe. Elles évoquent en fait les

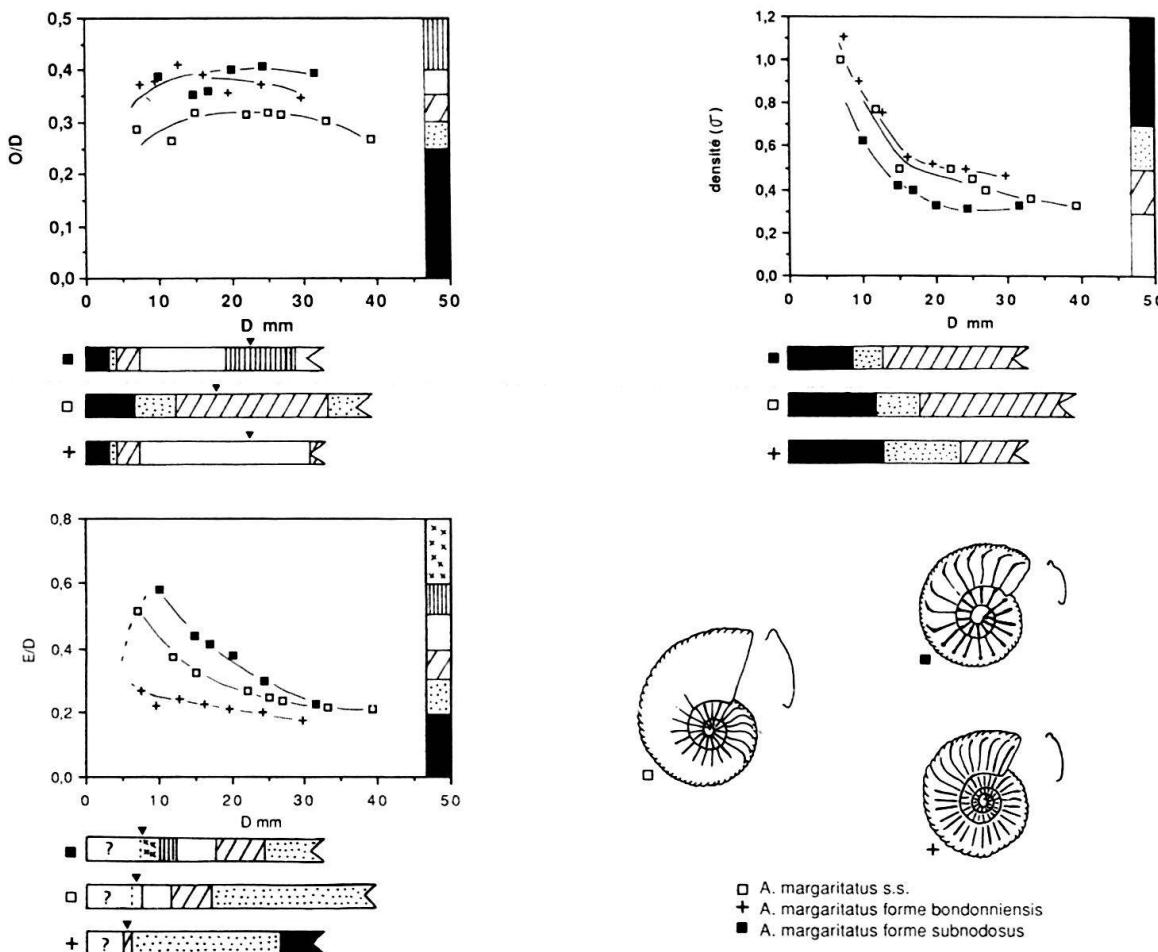


Fig. 4. Trajectoires ontogénétiques de *Amaltheus margaritatus* (DE MONTFORT) s.s., *A. margaritatus* forme *subnodosus* (Y. & B.) et *A. margaritatus* forme *bondoniensis* (MEISTER) pour l'ombilic (O/D), l'épaisseur relative des tours (E/D) et la densité costale ( $\sigma$ ) par rapport au diamètre (D). Les cartouches illustrent directement les différents stades ontogénétiques.

premières différenciations morphologiques (variabilité) à partir des *margaritatus*. Cela est corroboré par leur position stratigraphique: base de la sous-zone à *Subnodosus* ou ?extrême sommet de la sous-zone à *Stokesi*. Dans la figure 4, nous comparons *A. form bondoniensis* à *A. margaritatus* s.s. (forme de référence). L'itinéraire de *A. form subnodosus* situe simplement les morphologies dites «grossières».

Pour l'ombilic (O/D) l'itinéraire de la forme *bondoniensis* dans une première phase (phase de dynamique hétérochronique) est décalé vers la tendance peramorphique par accélération jusqu'à environ 18 mm. Dans une deuxième phase ontogénétique, l'écart entre les itinéraires de *bondoniensis* et de *margaritatus* s'atténue (phase de rééquilibrage morphologique). De nouveau il y a tentative à ressembler à la morphologie des *margaritatus* par paedomorphose en terme de résultat morphologique (voir appendice 1). Pour le rapport E/D, les données nous permettent uniquement d'observer la deuxième partie de la trajectoire ontogénétique de ces formes qui représente la phase de rééquilibrage et qui s'exprime en terme de résultats morphologiques par une peramorphose chez la forme *bondoniensis*. En d'autre termes cette forme possède des tours plus comprimés jusque dans sa morphologie adulte où les différences avec la forme de référence tendent à

s'annuler. La phase de dynamique hétérochronique, par la position des itinéraires ontogénétiques, indique que la forme *bondonniensis* est paedomorphique; cette altération ontogénétique chez la forme *bondonniensis* se traduit par un raccourcissement du développement de ce caractère. Pour la densité costale, l'itinéraire de *bondonniensis* est légèrement décalé par néoténie (paedomorphose) par rapport à celui de *margaritatus*. Comme chez la forme *gloriosus* et *subnodosus*, une hétérochronie liée au développement germinal se surimpose aux hétérochronies liées au développement somatique. Il s'agit de la progenèse.

### 2.1.3 Les Amaltheidae du Domérien moyen (sous-zone à *Gibbosus*): *A. margaritatus* (DE MONTFORT) s.s. et *A. margaritatus* forme *gibbosus* (SCHLOTH.)

Cet ensemble faunique caractérise la partie supérieure du Domérien moyen et provient du niv. 31 de Cornus (Antignes) (fig. 5). A nouveau, il existe une nette différence dans le diamètre des tailles adultes: les *margaritatus* s.s. peuvent facilement atteindre une taille double de celle des *margaritatus* formes *gibbosus*. Il s'agirait donc, s'il existe une bonne corrélation taille-âge, d'une progenèse.

Pour l'ombilic (O/D), *A. margaritatus* forme *gibbosus* est peramorphique par accélération jusqu'à environ 10 mm de diamètre par rapport à la forme *margaritatus* (choisie comme référence). Au-delà du point d'infexion qui est situé vers 10 mm de diamètre, les itinéraires tendent à se rapprocher (phase de rééquilibrage) mais la forme *gibbosus* reste tout de même toujours plus évolue. On a donc affaire pour cette forme du point de vue du résultat morphologique à une paedomorphose (voir cartouches, fig. 5). Pour E/D, on retrouve le même style de trajectoire que pour O/D, avec un tronçon de pente positive ici à peine esquissé du moins d'après les données obtenues et correspondant à une phase de dynamique hétérochronique caractérisée pour la forme *gibbosus* par une peramorphose, presque certainement par accélération. Au-delà du point d'infexion la phase de rééquilibrage morphologique révèle une paedomorphose chez *gibbosus*. Le taux de changement de morphologie (ALBERCH et al. 1979) est important, à nouveau très tôt dans la morphogenèse de ce groupe d'*Amaltheus*. Concernant la densité costale c'est la tendance inverse qui se développe: la peramorphose par accélération dans le cas considéré. Le tout en association avec une progenèse si l'on se réfère aux tailles adultes connues.

Pour l'intensité des tubercules tout semble se dérouler autour de 12 à 14 mm parmi cette faune caussenarde. Avant ce point d'infexion l'acquisition de tubercules se fait de façon accélérée (peramorphose) pour *gibbosus* puis après ce point soit la tuberculation disparaît assez rapidement (*margaritatus*) soit elle persiste par «hypermorphose» (voir remarque p. 770) jusque dans les stades adultes ( $D = 50$  à 60 mm). Chez des formes *gibbosus*, certaines formes adultes retrouvent ou tendent à retrouver une morphologie de type *margaritatus* que l'on peut qualifier de morphologie conservatrice pour ce groupe.

C'est chez le groupe *margaritatus-gibbosus* que la variabilité dans l'intensité et la persistance des stades épineux paraît la plus parlante dans le cadre d'une interprétation en termes de variabilité intraspécifique du gr. *margaritatus*. Cela est illustré par les formes à morphologie intermédiaire; en particulier la forme *margaritatus* (a) de la figure 5 qui présente un itinéraire ontogénétique qui est très proche dans les stades juvéniles (jusqu'à 15 mm de diamètre) de celui de la forme *gibbosus*, puis à un moment de sa croissance, cette forme intermédiaire acquiert une morphologie de type *margaritatus*.

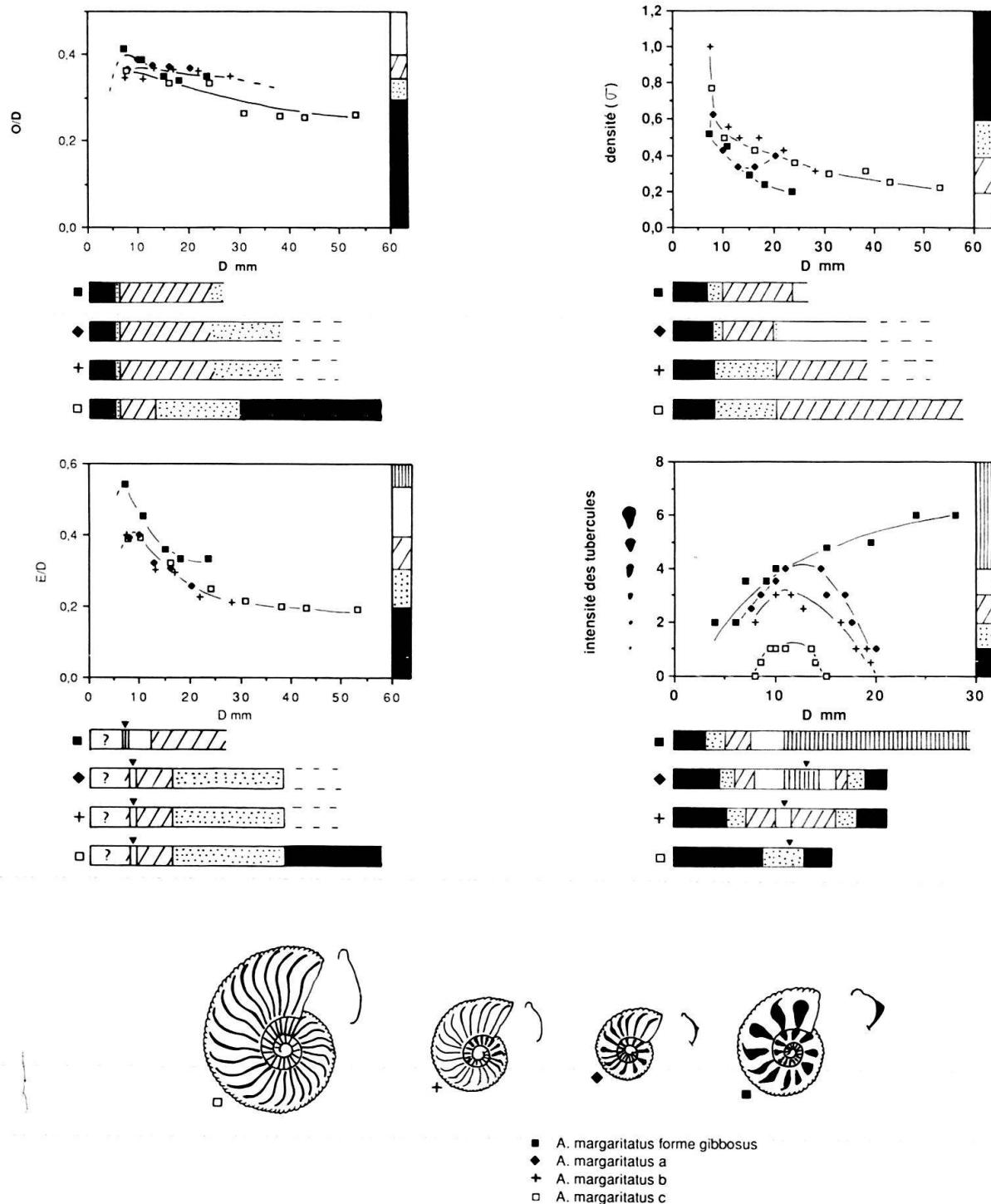


Fig. 5. Trajectoires ontogénétiques de *Amaltheus margaritatus* (DE MONTFORT) s.s. et *A. margaritatus* forme *gibbosus* (SCHLOTH.) pour l'ombilic (O/D), l'épaisseur relative des tours (E/D), la densité costale ( $\sigma$ ) et la tuberculation par rapport au diamètre (D). Les cartouches illustrent directement les différents stades ontogénétiques.

La figure 6 met en évidence de façon spectaculaire l'«hypermorphose» (peramorphose) du développement du caractère épineux chez *margaritatus* ainsi que l'arrêt relativement brusque de son essor lié à un ralentissement de la morphogenèse de ce caractère. Ces deux *A. margaritatus* proviennent de la sous-zone à *Gibbosus* (Rivière-sur-Tarn,

niv. 140 (130 cm > niv. 139). Rappelons (voir remarque p. 770) que pour l'étude de ce caractère nous le traitons non en tant que simple caractère mais en tant qu'individu propre et nous faisons chaque fois abstraction de la taille de l'ammonite (individu complet).

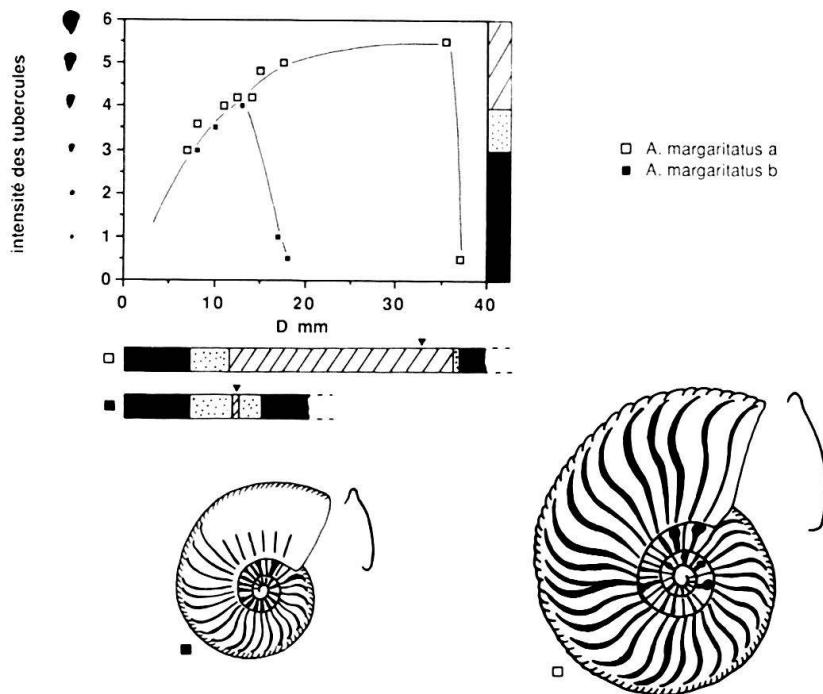


Fig. 6. Ontogenèse de la tuberculation chez *Amaltheus margaritatus* (DE MONTFORT).

#### 2.1.4 Amaltheidae de la base du Domérien supérieur (sous-zone à « *Apyrenum* ») : *A. margaritatus* (DE MONTFORT) s.s. et *A. margaritatus* forme *salebrosum* (HYATT)

Cette association faunique représente la troisième et dernière séquence de variabilité des *Amaltheus* où s'expriment les morphologies épineuses (fig. 7). Entre ces deux formes à morphologie contrastée, il existe à nouveau des formes intermédiaires où le stade épineux est plus ou moins développé et plus ou moins persistant. Ces formes proviennent de St Paul-des-Fonts (niv. 15 (150 cm > niv: 14).

Pour la morphologie relative de l'ombilic (O/D), la morphogenèse se déroule selon un processus légèrement différent que pour les formes *gloriosus* et *gibbosus*. Cette fois la phase de dynamique hétérochronique est caractérisée pour la forme *salebrosum* par rapport à *A. margaritatus* (b) par une peramorphose par prolongement de la phase ontogénétique lié au développement de ce caractère jusqu'à l'inversion de tendance. Cette phase est suivie, à partir du point d'inflexion (entre 10 et 23 mm de diamètre), d'un réajustement morphologique dont les conséquences morphologiques pour la forme *salebrosum* sont paedomorphiques. En fait la forme *salebrosum* est fortement évolutive dans les tours internes puis au cours de la croissance l'ombilic tend à devenir relativement plus petit, se rapprochant ainsi de celui de *margaritatus* (b). L'analyse de l'épaisseur relative des tours (E/D) révèle un itinéraire de la forme épineuse décalé vers la tendance peramorphique cette fois par accélération jusque vers environ 8 mm de diamètre, suivi d'un

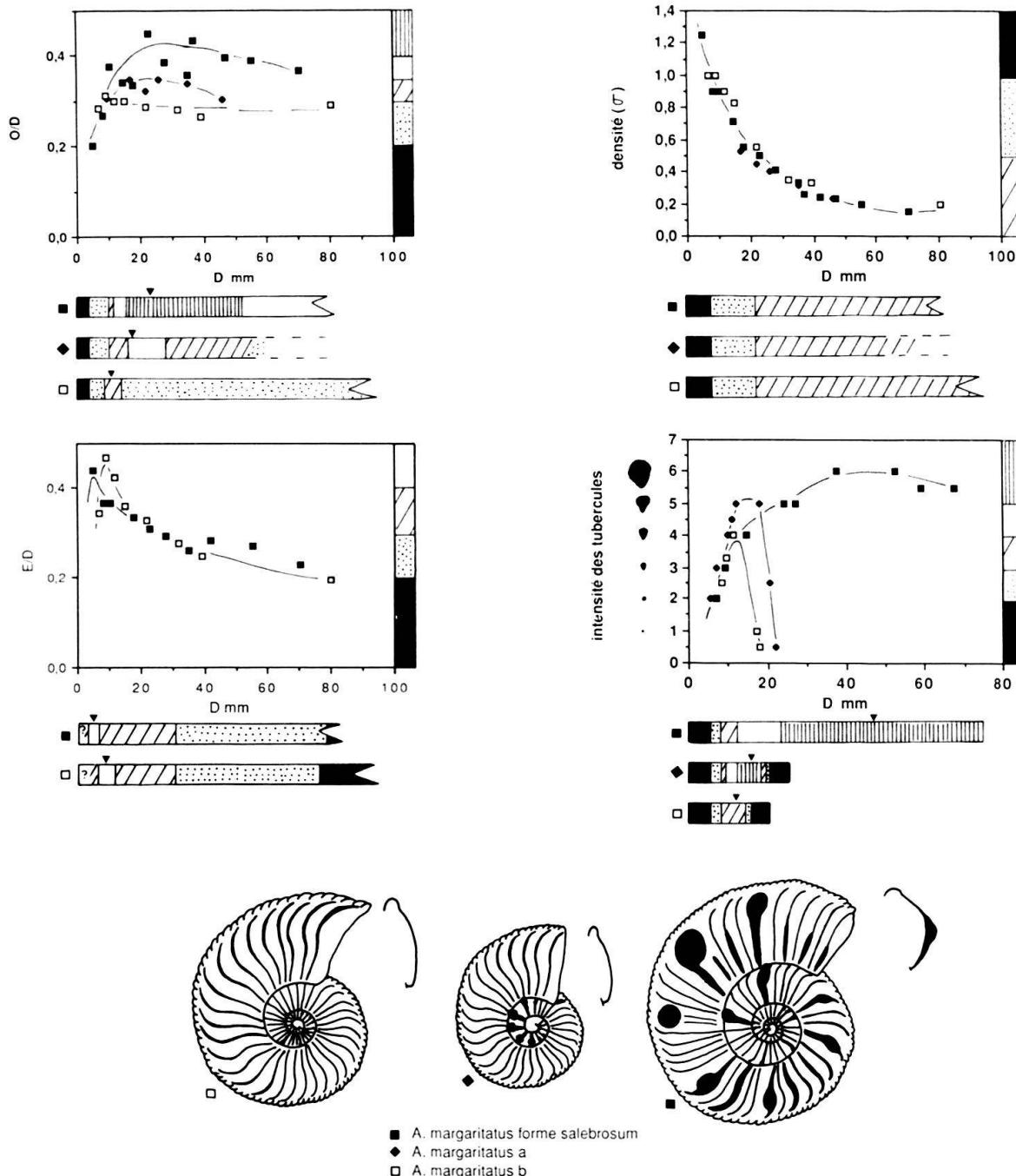


Fig. 7. Trajectoires ontogénétiques de *Amaltheus margaritatus* (DE MONTFORT) s.s. et *A. margaritatus* forme *salebrosum* (HYATT) pour l'ombilic (O/D), l'épaisseur relative des tours (E/D), la densité costale ( $\sigma$ ) et la tuberculation par rapport au diamètre (D). Les cartouches illustrent directement les différents stades ontogénétiques.

rééquilibrage morphologique très rapide. A 20 mm de diamètre les itinéraires coïncident déjà. Le résultat morphologique de cette courte phase de rééquilibrage se fait sur un mode peramorphique à l'inverse de ce que nous avons observé chez *gloriosus* et *gibbosus*. Pour la densité costale aucune altération ontogénétique n'apparaît.

Comme chez toute les formes «grossières» du groupe de *margaritatus*, celles-ci ont une taille adulte nettement inférieure aux *margaritatus* de même âge. Ici encore le moment de fin de croissance paraît avancé: en termes d'hétérochronies, il s'agit donc d'une

progenèse qui se combine avec les hétérochronies liées au taux de changement de forme discutées plus haut. Pour l'intensité des tubercules les itinéraires sont très complexes. Chez les *margaritatus* et la forme intermédiaire on a une inversion de tendance autour de 11 à 15 mm de diamètre c'est-à-dire que l'intensité des tubercules atteint son paroxysme à ce diamètre pour diminuer et disparaître très rapidement. En comparant *A. margaritatus* (b: forme de référence) et *A. forme salebrosum* on constate que leurs itinéraires coïncident jusqu'au point d'infexion puis par «hypermorphose» (peramorphose), ce caractère se maintient jusque dans la morphologie adulte où il tend à s'atténuer un peu (faible paedomorphose). Chez les formes *gibbosus* et *gloriosus* on avait affaire à des accélérations «hypermorphiques».

Remarque à propos de la densité costale et de l'exacerbation de la tuberculation chez les *margaritatus* formes *gloriosus*, *gibbosus* et *salebrosum*.

Cela concerne trois formes qui présentent, à 3 époques différentes du Domérien, un hyperdéveloppement de la tuberculation (fig. 8). Il s'agit d'une simple comparaison de cette morphologie exacerbée et en aucun cas de l'établissement d'une relation ancêtre-descendant. Ces formes adultes appartiennent aux plus grands exemplaires adultes con-

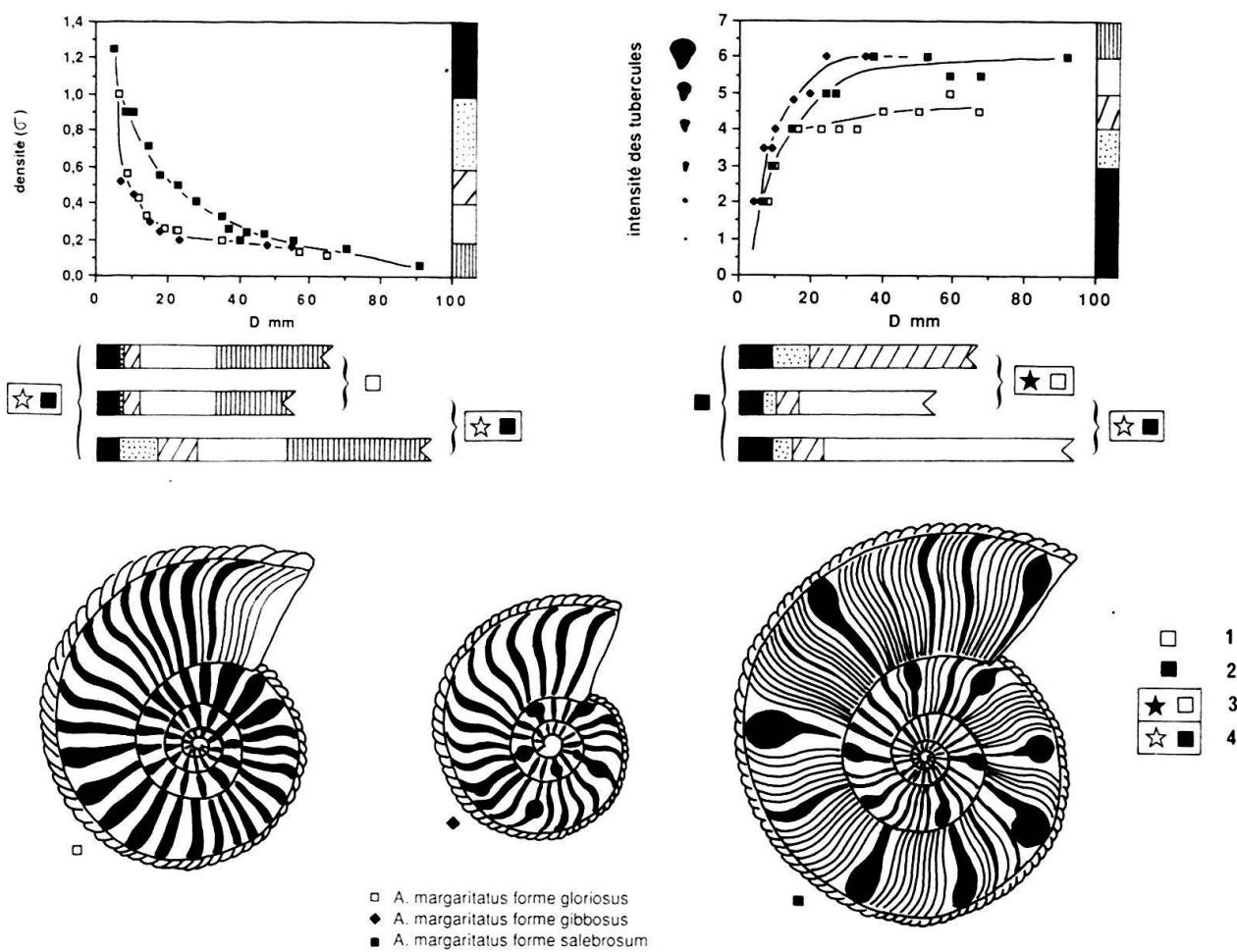


Fig. 8. Ontogenèse de la densité costale ( $\sigma$ ) et de la tuberculation chez les *Amaltheus margaritatus* forme *gloriosus* (HYATT), forme *gibbosus* (SCHLOTH.) et forme *salebrosum* (HYATT). – 1) Progenèse – 2) Hypermorphose – 3) Accélération progénétique – 4) Néoténie hypermorphique.

nus. Les mesures et les dessins ont été complétés à partis des exemplaires illustrés par HOWARTH (1957, pl. 3, fig. 3; text-fig. 10) et par JORDAN (1960, pl. 6, fig. 1).

Pour la densité costale, les itinéraires des formes *gloriosus* (prise comme référence car la plus ancienne) et *gibbosus* sont confondus; seule la différence de taille est manifeste et reflète une progenèse. L'itinéraire de *salebrosum* est par contre décalé et présente une tendance paedomorphique par néoténie pour ce caractère. Si on prend en considération la taille adulte de *salebrosum*, qui est la forme qui atteint le plus grand diamètre, on a affaire à une néoténie hypermorphique.

Pour l'intensité des tubercules, la forme *gibbosus* par rapport à *gloriosus* est manifestement la plus peramorphique du groupe par accélération «progénétique» (voir remarque p. 770) alors que la forme *salebrosum* présente une «hypermorphose».

Dans la figure 8 nous avons également confronté les formes *gibbosus* (prises comme référence) et *salebrosum*. Pour  $\sigma$  et pour l'intensité costale la forme *salebrosum* présente une néoténie hypermorphique. Il en est de même pour la tuberculation.

Il paraît bien difficile de mettre en évidence une «logique» évolutive progressive et continue chez ces trois formes du groupe de *margaritatus*, que se soit pour la densité costale ou pour l'intensité de l'ornementation. Cette absence d'uniformité dans le déroulement ontogénétique de ces formes évoque au contraire plutôt un phénomène de variabilité chez *A. margaritatus* qui se traduit à différentes époques du Domérien par une exacerbation des morphologies épineuses indépendantes les unes des autres (voir HOWARTH 1957, 1958; JORDAN 1961).

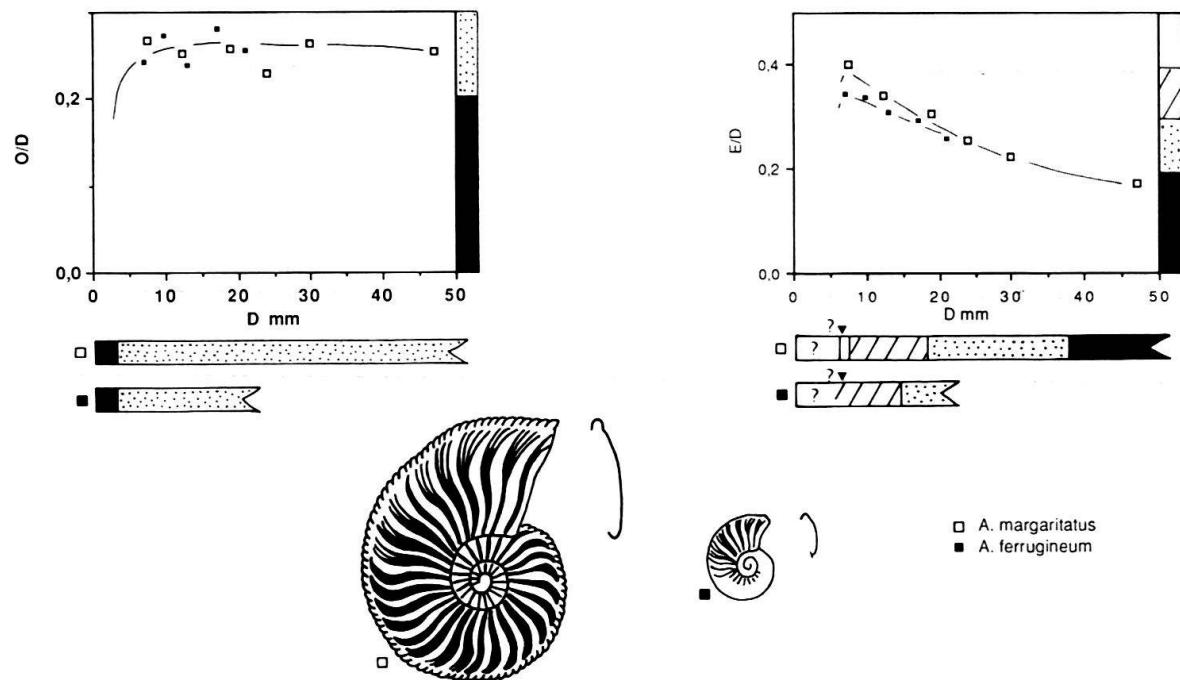


Fig. 9. Trajectoires ontogénétiques de *Amaltheus margaritatus* (DE MONTFORT) et *Amauroceras ferrugineum* (SIMPSON) pour l'ombilic (O/D) et l'épaisseur relative des tours (E/D) par rapport au diamètre (D). Les cartouches illustrent directement les différents stades ontogénétiques.

### 2.1.5 *Amaltheus margaritatus* (DE MONTFORT) – *Amauroceras ferrugineum* (SIMPSON)

Comme dans le cas de *bifurcus-stokesi* et *wertheri*, *A. ferrugineum* est soumise globalement à une progenèse qui suppose un raccourcissement de l'âge biologique, cela se traduit par une taille adulte réduite pouvant aller de 1:20 et par l'acquisition sur la loge d'habitation d'une morphologie voisine des *margaritatus* adultes (fig. 9). En le comparant à l'espèce de DE MONTFORT on constate que leur itinéraires coïncident pour l'ombilic (O/D) et seule leur taille adulte les distingue (progenèse). Pour l'épaisseur relative des tours de spires (E/D), seule la deuxième phase du développement ontogénétique (voir appendice 1) est visible. Du point de vue morphologique, elle présente une peramorphose qui reflète des tours plus comprimés. Cette tendance diminue progressivement pour disparaître complètement dans la morphologie adulte. Seule une ornementation sous forme d'une fine striation se développe dans les stades adultes. Lorsque l'on considère *wertheri* et *ferrugineum*, c'est en fait la petite taille et le style d'ornementation qui nous sautent aux yeux. Chez *wertheri*, l'ornementation tend à s'effacer dans la morphologie adulte par peramorphose accélérée. Ce phénomène s'accentue et gagne des stades ontogénétiques de plus en plus jeunes chez *ferrugineum* pour aboutir à une disparition totale de la costulation. Cette hétérochronie pour ce caractère associée à la progenèse évoque un pseudonanisme sensu DOMMERGUES et al. 1986.

### 2.1.6 *Amaltheus engelhardti* (D'ORBIGNY) – «*A. lenticulare* (Y. et B.)» – *Amauroceras ferrugineum* (SIMPSON)

Il s'agit ici de trois formes provenant du Domérien supérieur du Yorkshire (niveau 37 de Hawsker). A notre connaissance se sont les derniers représentants des Amaltheidae «oxycônes» (fig. 10); les *A. margaritatus* ont en effet disparu au début du Domérien supérieur (Sous-zone à «*Apyrenum*»). L'étude de leur itinéraire ontogénétique met en évidence la différence de taille entre *engelhardti* et *ferrugineum* (progenèse). Pour l'ombilic (O/D) l'itinéraire de *ferrugineum* est décalé vers la tendance paedomorphique par néoténie jusque vers 10 mm de diamètre. Le réajustement morphologique au-delà du point d'infexion traduit cette fois encore une tendance paedomorphique. Dans ce cas (voir appendice 1) la tendance globale résultant de l'hétérochronie du développement induite dans les tours internes est conservée. En d'autres termes, l'ombilic de *ferrugineum* est moins ouvert dans les tours internes alors que dans les tours moyens et adultes il devient plus ouvert que celui de *engelhardti*. Pour E/D, *ferrugineum* est manifestement paedomorphique par néoténie dans les tours jeunes (environ 10 mm); puis à partir du point d'infexion, la phase de rééquilibrage morphologique traduit une peramorphose (voir appendice 1). La forme de SIMPSON reste donc toujours plus comprimée que *A. engelhardti* au cours de son ontogenèse. La présence d'une fine striation dans les deux morphologies adultes évoque chez *ferrugineum*, comme nous l'avons dit plus haut, une progenèse accélérée (pseudonanisme sensu DOMMERGUES et al. 1986).

*Amaltheus lenticulare* est une forme jeune de *engelhardti*. L'apparition des lyrae (il s'agit d'une innovation sensu DOMMERGUES 1986) se fait à partir des stades moyens où ils diffusent aussi bien vers les tours internes que vers les tours externes. En effet le jeune *engelhardti* n'est pas tout à fait lisse (il existe toujours une fine striation, parfois ce sont de

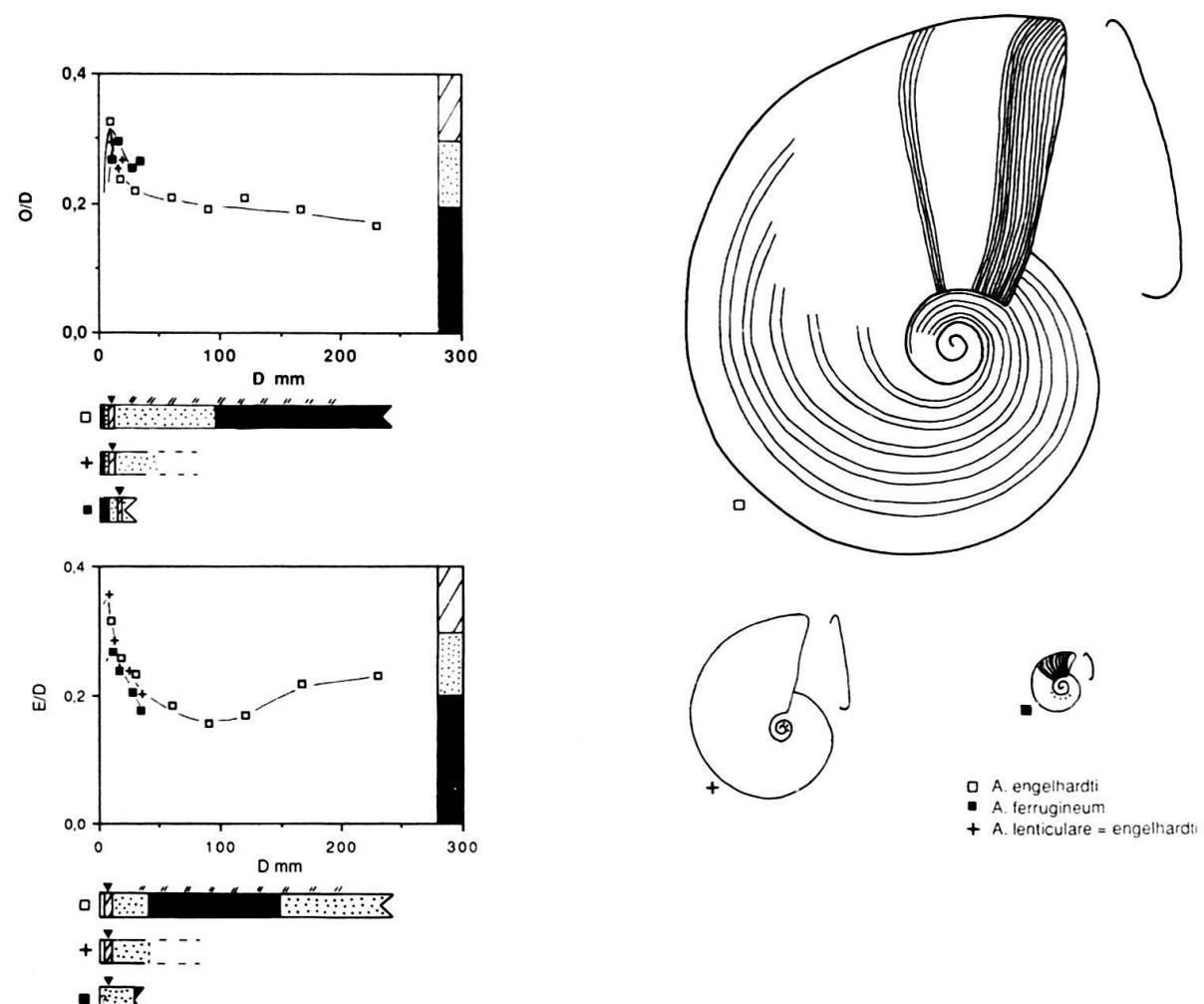


Fig. 10. Trajectoires ontogénétiques de *Amaltheus engelhardti* (D'ORB) et *Amauroceras ferrugineum* (SIMPSON) pour l'ombilic (O/D) et l'épaisseur relative des tours (E/D) par rapport au diamètre (D). Les cartouches illustrent directement les différents stades ontogénétiques et les paires de traits au dessus des cartouches figurent les lyrae.

petites côtes dans les tours internes) et les lyrae dont le nombre varie d'un individu à l'autre n'apparaissent que vers un diamètre assez variable de 30 à 50 mm: Ceux-ci disparaissent vers le début de la loge d'habitation chez l'adulte.

#### *A propos des formes «lisses»*

Les *Amaltheus* connus sous le nom de *striatus* (HOWARTH 1957, pl. 2, fig. 20; pl. 3, fig. 1) font partie de la sphère de variabilité de *A. margaritatus*. Ils sont caractérisés par une morphologie adulte peramorphique c'est-à-dire par une morphologie quasiment lisse (disparition de la costulation au profit d'une fine striation) évoquant celle des grands *margaritatus*. Remarquons qu'on observe exactement le même phénomène chez les *Pleuroceras solare* forme *apyrenum*.

Les *Amaltheus laevigatus* (HOWARTH 1957, pl. 4, fig. 1-4) caractérisés par une carène cordée et des flancs quasiment lisses, font partie de la sphère de variabilité de *A. engelhardti*. Dans la population du Yorkshire, l'ornementation de certains spécimens peut

persiste plus ou moins longtemps lors de la croissance et de façon différenciée en gardant soit une carène cordée un peu plus longtemps (*laevigatus*), soit une costulation comme pour *A. reticularis* (SIMPSON; voir HOWARTH 1957, pl. 4, fig. 5-7). Ce dernier représente tout-à-fait ce qui peut être interprété comme une morphologie intermédiaire entre *A. margaritatus* et *A. engelhardti*. Il s'agit d'un rappel voire de la persistance chez certains spécimens du groupe *engelhardti* d'une morphologie ancestrale, plus ou moins exacerbée, de *margaritatus*. Rappelons que certains *engelhardti* peuvent être encore costulés au diamètre des formes qu'a illustré HOWARTH (1957, pl. 4, fig. 5-7). La tendance globale qui se dégage chez ces formes qui tendent à conserver une ornementation un peu plus longtemps au cours de la croissance est la paedomorphose par rapport aux formes nettement costulées.

## 2.2 *L'ontogenèse des Pleuroceras*

### 2.2.1 Les *Pleuroceras* de la base du Domérien supérieur: *Pleuroceras transiens* (FRENTZEN)

Dans ce groupe caractérisé par des formes de petite taille, on distingue un pôle à ornementation «fine» c'est-à-dire à costulation fine et assez dense et un pôle «grossier» à côtes relativement plus larges, plus espacées voire tuberculées (fig. 11).

*Remarques.* – Les formes à morphologie «fine» serviront de référence lors de l'étude des itinéraires ontogénétiques, comme ce fut le cas chez les *Amaltheus* avec *A. margaritatus*. – Les mesures de la forme «fine» pour la figure 11 ont été complétées avec celles du spécimen illustré par HOWARTH (1958, fig. 4, pl. 16). Il s'agit donc ici d'un itinéraire ontogénétique synthétique.

Pour O/D, les trajectoires ontogénétiques sont globalement les mêmes: un tronçon de pente positive, bien net jusque vers 10 mm de diamètre, suivi d'un tronçon de pente toujours positive mais peu inclinée reflétant une phase de stabilisation. Dans la première phase, la forme «grossière» est peramorphique vraisemblablement par accélération. Cette tendance induite par hétérochronie dans les tours internes est conservée pendant toute la croissance, mais elle s'atténue à partir de 10 mm de diamètre: la taille de l'ombilic tend à rester constante (phase de rééquilibrage morphologique). L'itinéraire de la forme considérée comme «intermédiaire» est dans ce cas légèrement décalé vers la tendance paedomorphique par rapport au *P. transiens* «fin» qui est la forme de référence.

Pour le paramètre E/D, seule la deuxième phase du développement ontogénétique, là encore, est bien marquée (phase de rééquilibrage). Elle se traduit par un rapprochement des itinéraires ontogénétiques vers une morphologie comprimée de type *P. transiens* «fin» (tendance paedomorphique). L'itinéraire du *P. transiens* intermédiaire est cette fois situé exactement entre les deux pôles morphologiquement contrastés. Pour la première phase du développement ontogénétique (phase de dynamique hétérochronique), l'alignement presque parfait des points à un diamètre de 8 mm met déjà en évidence la tendance peramorphique chez la forme grossière par rapport au *P. transiens* «fin». Par contre l'hétérochronie qui induit cette tendance reste assez hypothétique, il s'agit soit d'une accélération soit d'un prolongement de la phase ontogénétique du développement de ce caractère. La configuration des points fait plutôt penser à la deuxième solution. Du point

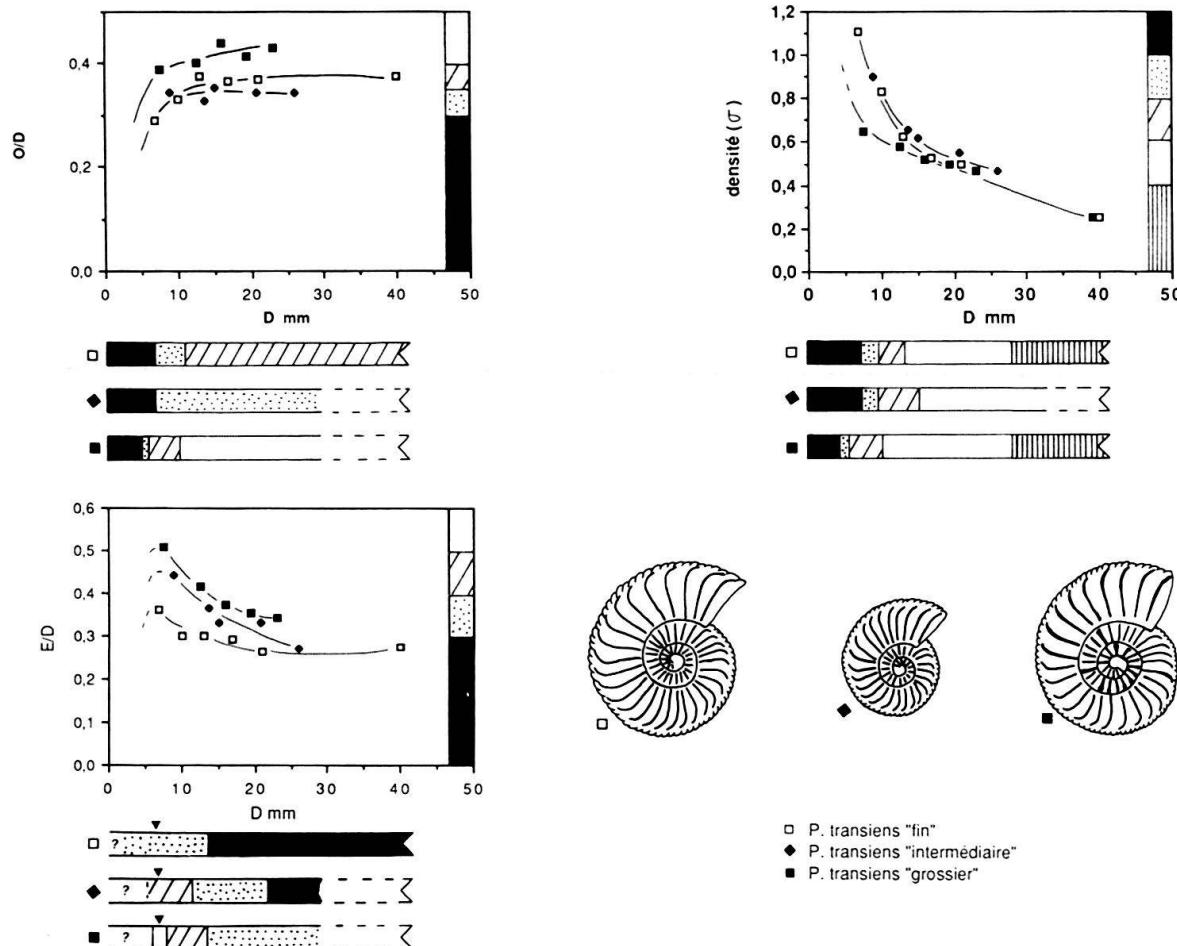


Fig. 11. Trajectoires ontogénétiques de *Pleuroceras transiens* (FRENTZEN) pour l'ombilic (O/D), l'épaisseur relative des tours (E/D) et la densité costale ( $\sigma$ ) par rapport au diamètre (D). Les cartouches illustrent directement les différents stades ontogénétiques.

de vue de la densité costale, *P. transiens* «grossier» est accélérée (peramorphique) c'est-à-dire que sa costulation est plus espacée jusque vers 20 mm de diamètre, puis les différences s'estompent et il y a coïncidence des itinéraires dans les morphologies adultes.

Comme chez les *Amaltheus*, il apparaît que l'ontogenèse des *Pleuroceras* présente aussi un changement important au cours de son développement dans les stades jeunes, entre un diamètre de 10 à 20 mm de diamètre.

### Les *Pleuroceras* de la partie inférieure et moyenne du Domérien supérieur

#### 2.2.2 *Pleuroceras solare* (PHILLIPS)

Cette espèce d'assez petite taille (aucune taille adulte connue ne dépasse les 50 à 60 mm de diamètre) représente les premiers *Pleuroceras* réellement abondants et largement distribués du point de vue géographique.

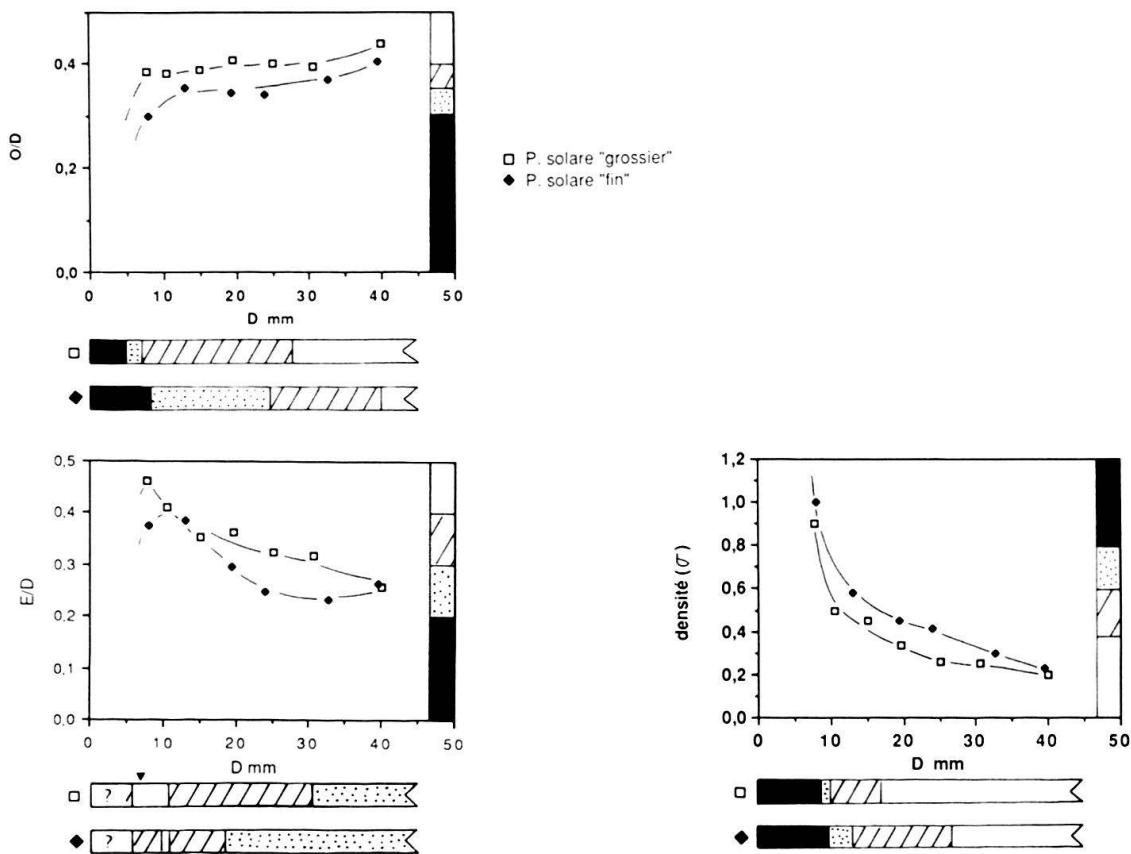


Fig. 12. Trajectoires ontogénétiques de *Pleuroceras solare* (PHILLIPS) pour l'ombilic (O/D), l'épaisseur relative des tours (E/D) et la densité costale ( $\sigma$ ) par rapport au diamètre (D). Les cartouches illustrent directement les différents stades ontogénétiques.

Les deux formes choisies reflètent les pôles extrêmes de la variabilité de cette espèce (fig. 12). Ici il s'agit d'individus provenant du niveau 142 (125 cm < niv. 143) de Rivièr-sur-Tarn (Causse).

Pour l'ombilic (O/D) comme précédemment chez *transiens*, la forme grossière est nettement peramorphique probablement par accélération dans les stades jeunes et de façon plus atténuée au delà de 10 à 15 mm de diamètre. Durant son ontogenèse, cette forme est donc constamment plus évolutive que *P. solare* «fin». Pour l'épaisseur relative des tours de spires (E/D), les trajectoires de ces *Pleuroceras* évoquent celles rencontrées chez les *Amaltheus*: avec un tronçon de pente positive (ici esquissé par *P. solare* «fin») suggérant une peramorphose par prolongement de la phase ontogénétique pour *P. solare* «grossier», un point d'infexion et un tronçon de pente négative représentant la phase de rééquilibrage de la morphologie qui révèle une paedomorphose. Pour la densité costale, la forme grossière exprime comme c'est toujours le cas, la tendance peramorphique par accélération.

Dans le domaine de variabilité de *solare* sont comprises quatre formes à morphologie très contrastée: *A. solare* formes *quadratum*, *spinatum* et *yeovilense* pour les morphologies tuberculées et épineuses ainsi que *A. solare* forme *apyrenum* pour les morphologies «fines».

### 2.2.3 *Pleuroceras solare* (PHILLIPS) s.s. – *Pleuroceras solare* forme *apyrenum* (BUCKMAN)

L'itinéraire de *P. apyrenum* est comparé à celui de *P. solare* «fin» (fig. 13). Celui de *P. solare* «grossier» nous sert uniquement à caler la variabilité de ce groupe. Ainsi on constate que pour chaque caractère morphologique envisagé la trajectoire de *P. apyrenum* est homologue à celle des *P. solare*, de plus chacun de ses itinéraires coïncide ou s'intercale avec ceux de l'espèce de PHILLIPS sensu stricto. En d'autre termes *apyrenum* se situe dans le domaine de variabilité de *solare*. Le principal caractère morphologique pour distinguer

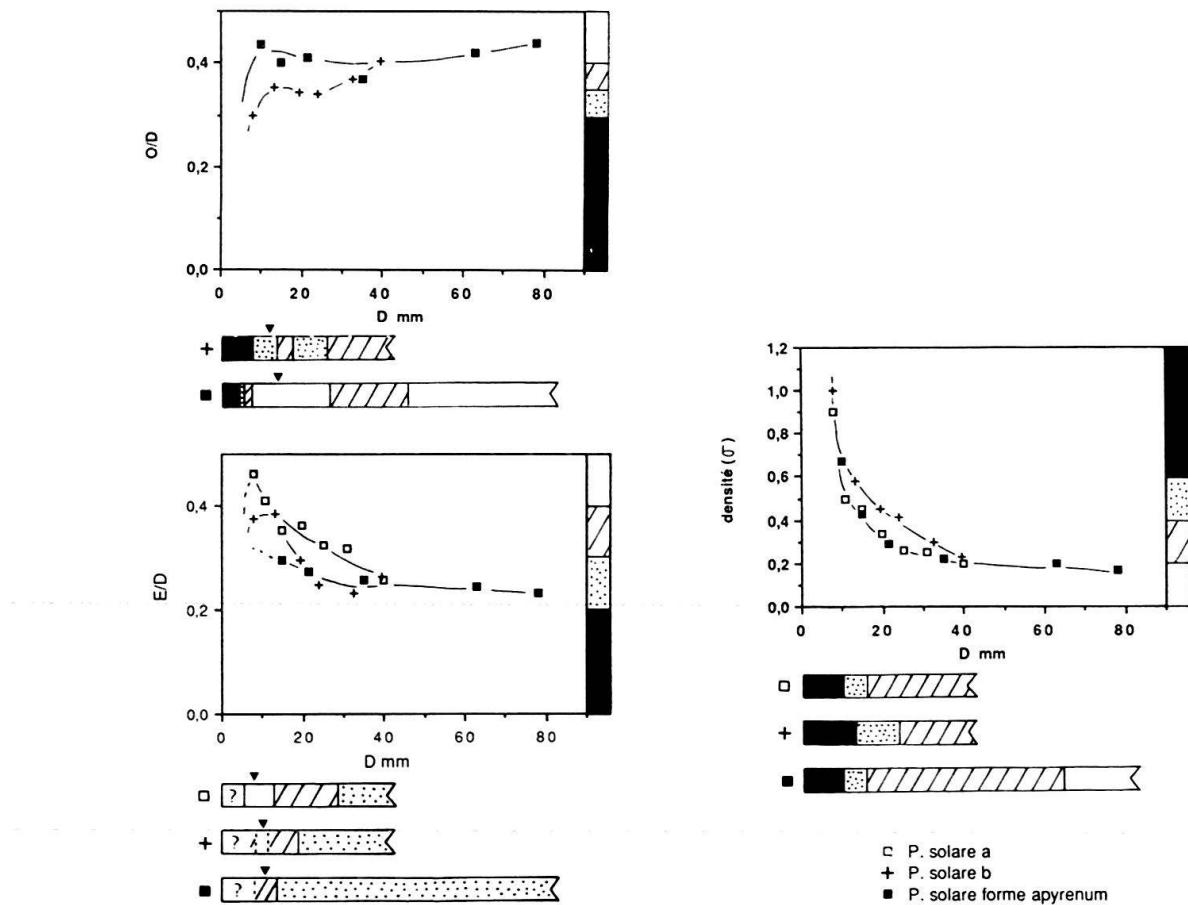


Fig. 13. Trajectoires ontogénétiques de *Pleuroceras solare* (PHILLIPS) s.s. et *P. solare* forme *apyrenum* (BUCKMAN) pour l'ombilic (O/D), l'épaisseur relative des tours (E/D) et la densité costale ( $\sigma$ ) par rapport au diamètre (D). Les cartouches illustrent directement les différents stades ontogénétiques.

les formes *apyrenum* est la fine striation qui masque souvent la costulation. Ce caractère bien développé sur la loge d'habitation (caractère qui l'on retrouve également chez les *margaritatus* (p. 780) a une signification d'adulte et il peut gagner par accélération (peramorphose) des stades de plus en plus jeunes. La taille adulte permet aussi de distinguer la forme *apyrenum* des *Pleuroceras solare*, elle peut atteindre 80 mm et caracté-

rise vraisemblablement un processus hypermorphique si l'on considère le diamètre comme la meilleure approximation de l'âge.

Pour l'ombilic (O/D), chez *apyrenum* le décalage se fait nettement vers la tendance peramorphique par accélération jusqu'à 15 mm de diamètre, puis par la suite dans les tours moyens, il semble y avoir une tendance à la stabilisation, alors que dans la morphologie adulte il y a annulation de cette tendance. Pour le rapport E/D, la phase de dynamique hétérochronique reflète une paedomorphose évidente induite soit par néoténie, soit par prolongement de la phase ontogénétique du développement de ce caractère jusqu'au point d'inflexion. Cette altération ontogénétique apparaît comme une hétérochronie très répandue pour E/D. Seule la phase de rééquilibrage de la morphologie apparaît nettement. Ce réajustement morphologique entre la forme *apyrenum* et *P. solare* «fin», s'amorce rapidement déjà vers 20 mm de diamètre par peramorphose. Pour la densité costale son itinéraire est nettement décalé vers le pôle peramorphique (accélération) entre 10 et 40 mm. Remarquons à nouveau que vers 20 mm de diamètre, la pente des trajectoires ontogénétiques tend à se stabiliser (phase de rééquilibrage).

*Remarque.* – Pour chaque caractère envisagé, les itinéraires ontogénétiques de *solare* et de la forme *apyrenum* se rejoignent. Cela reflète à l'extrême cette tendance, que nous avons toujours rencontrée chez les *Amaltheus*, à adopter souvent en fin de croissance une morphologie semblable, toujours proche de celle des formes dites «fines». Alors qu'à l'inverse, les différences morphologiques, dans la plupart des cas, sont les plus exacerbées entre un diamètre de 10 à 20 mm, c'est-à-dire à la fin de la phase de dynamique hétérochronique, au niveau du point d'inflexion.

#### 2.2.4 *Pleuroceras solare* (PHILLIPS) s.s. – *P. solare* forme *quadratum* (HOWARTH) – *P. solare* forme *spinatum* (BRUGUIÈRE)

Dans le cas des morphologies «grossières», *P. solare* «grossier» est considéré comme la forme de référence (fig. 14). La différence de taille entre *solare* et les formes *quadratum* et *spinatum* est très importante. La taille adulte de ces derniers atteint au moins un diamètre triple de celui des *P. solare*. A nouveau, comme chez la forme *apyrenum*, l'âge adulte de *quadratum* et de *spinatum* est probablement affecté et décalé vers des tailles adultes plus grandes (hypermorphose).

Dans l'analyse de l'ombilic (O/D), il se dégage à nouveau une première phase ontogénétique (phase de dynamique hétérochronique) restreinte aux petits diamètres jusque vers 20 mm, qui présente une légère peramorphose par un prolongement de l'expression de ce caractère, depuis *solare* jusqu'à la forme *spinatum* en passant par la forme *quadratum*. Dans les tours moyens et adultes, la pente de la trajectoire ontogénétique tend à se stabiliser, reflétant une croissance constante de la taille relative de l'ombilic en fonction du diamètre, du moins chez les formes *quadratum* et *spinatum*. Lors de cette phase de rééquilibrage, il n'y a pas de différence notable entre l'itinéraire de *solare* (forme de référence) et celui de la forme *quadratum*, si ce n'est celle de la taille (hypermorphose). La forme *spinatum* est également hypermorphique par rapport à *solare* et décalé de plus vers la tendance peramorphique.

L'épaisseur relative des tours (E/D) est caractérisée par une peramorphose induite ici probablement à nouveau par un prolongement de la phase ontogénétique du développement de ce caractère jusqu'à un diamètre d'environ 10 à 20 mm, aussi bien chez la forme *quadratum* que chez la forme *spinatum* où il est encore plus accentué. Au-delà du point d'infexion, durant la phase de rééquilibrage, la pente des itinéraires ontogénétiques décroît fortement pour finir par se stabiliser à un palier situé à partir de 40 mm de diamètre. Ce décalage entre l'itinéraire de *solare* et ceux des formes *quadratum* et *spinatum* exprime en terme de résultat morphologique une paedomorphose.

Pour la densité costale, les itinéraires de *quadratum* et *solare* coïncident; celui de *spinatum* se décale légèrement par rapport à *solare* vers le pôle peramorphique par accélération entre 20 et 50 mm de diamètre. La densité de cette forme décroît entre ces diamètres donc plus rapidement que chez *solare*.

La figure 15 illustre cette situation à diamètre comparable: les tailles adultes ne sont pas prises en compte.

*P. solare* forme *quadratum* paraît posséder une morphologie intermédiaire entre *solare* et *spinatum*, par les dimensions de sa section et sa densité costale il évoque encore *solare*,

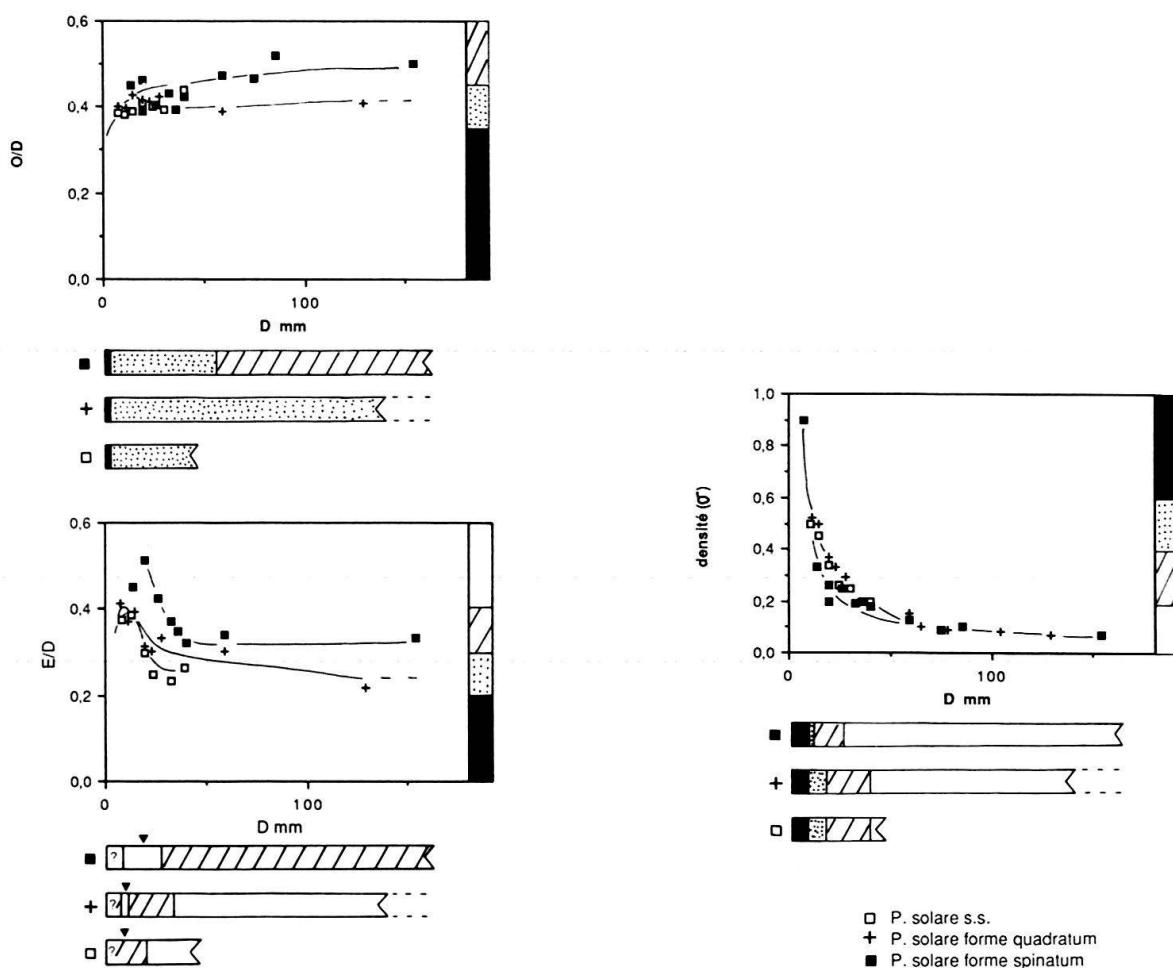


Fig. 14. Trajectoires ontogénétiques de *Pleuroceras solare* (PHILLIPS) s.s., *P. solare* forma *quadratum* (HOWARTH) et forme *spinatum* (BRUGUIÈRE) pour l'ombilic (O/D), l'épaisseur relative des tours (E/D) et la densité costale ( $\sigma$ ) par rapport au diamètre (D). Les cartouches illustrent directement les différents stades ontogénétiques.

mais sa tuberculature bien développée sur tous les tours et sa taille adulte évoquent plutôt *spinatum*. De plus la position de son itinéraire ontogénétique dans le diagramme E/D (fig. 14) tend à souligner encore ce caractère intermédiaire.

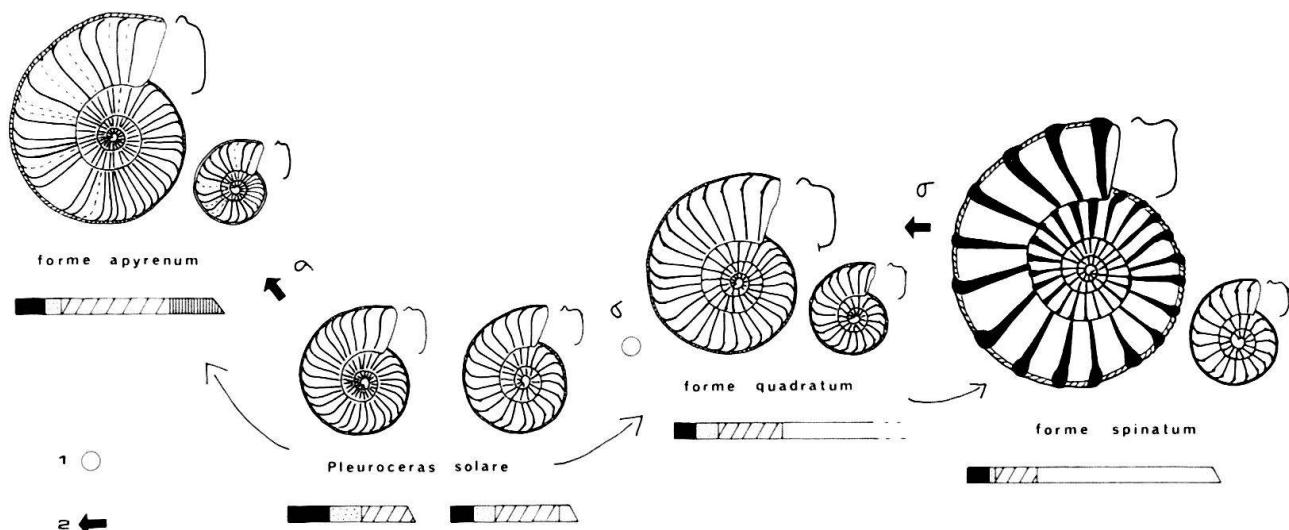


Fig. 15. Variabilité et tendances morphologiques de la densité costale ( $\sigma$ ) chez *P. gr. solare* (PHILLIPS). – 1) pas d'altérations ontogénétiques – 2) Peramorphose.

### 2.2.5 *P. solare* forme *spinatum* (BRUGUIÈRE) = *P. paucicostatum* (HOWARTH) – *P. solare* forme *yeovilense* (HOWARTH)

La figure 16 met en évidence la coïncidence des itinéraires ontogénétiques de *spinatum* et de *paucicostatum* pour tous les caractères morphologiques envisagés; cela malgré une légère dispersion des points principalement dans le diagramme O/D (fig. 16). Cela démontre comme nous le supposions que les formes anglaises font bien partie du spectre de variabilité des *P. solare* forme *spinatum*.

Les formes très grossières du groupe de *yeovilense* présentent pour l'ombilic (O/D), une identité parfaite avec le groupe de *spinatum* qui est pris ici comme référence: la seule différence réside dans la taille adulte, *yeovilense* est progénétique s'il existe une bonne corrélation taille-âge.

Pour E/D, seule la phase de rééquilibrage morphologique est bien mise en évidence; du point de vue de l'aboutissement morphologique la forme de HOWARTH est nettement pâdomorphique. La position des premières valeurs de l'épaisseur relative des tours pour les deux itinéraires envisagés suggère une peramorphose par accélération pour la forme *yeovilense* lors de la première phase du développement ontogénétique (phase de dynamique hétérochronique) reflétant une variation importante du taux de changement de forme. Pour la densité costale la forme *yeovilense* est également soumise à une peramorphose par accélération: →progenèse accélérée = pseudonanisme sensu DOMMERGUES et al. (1986). Cela se traduit morphologiquement par des côtes très espacées et larges.

*Remarque.* – La forme *quadratum* à forte ornementation de la planche 8, figure 9 dans HOWARTH (1958) entre dans le domaine de variabilité de *spinatum* = *paucicostatum*.

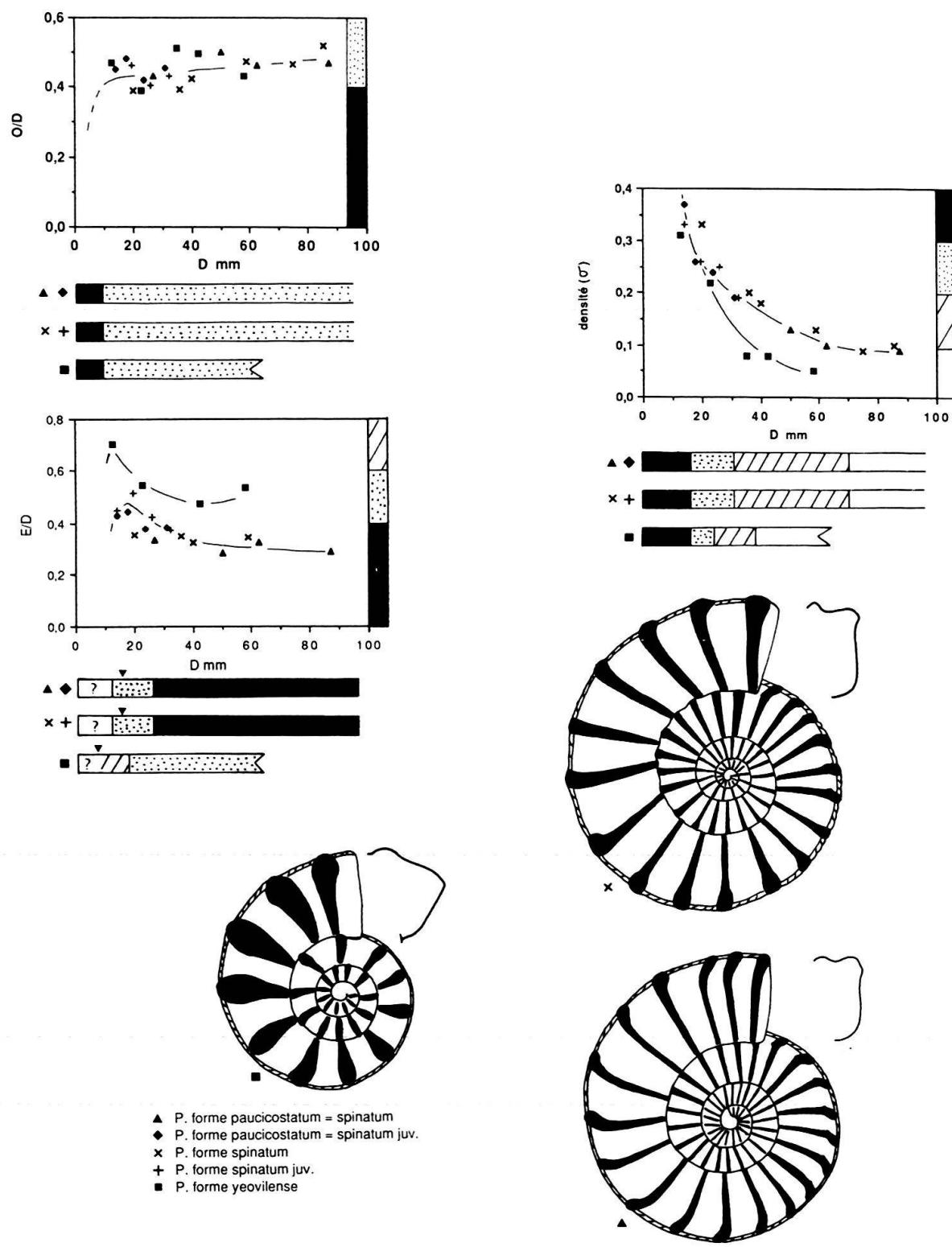


Fig. 16. Trajectoires ontogénétiques de *Pleuroceras solare* forme *spinatum* (BRUGUIÈRE) et *P. solare* forme *yeovilense* (HOWARTH) pour l'ombilic ( $O/D$ ), l'épaisseur relative des tours ( $E/D$ ) et la densité costale ( $\sigma$ ) par rapport au diamètre ( $D$ ). Les cartouches illustrent directement les différents stades ontogénétiques.

Les *Pleuroceras* du Domérien supérieur (sous-zone à *Hawskerense*):2.2.6 *Pleuroceras hawskerense* forme *elaboratum* (SIMPSON)

La forme *elaboratum* (voir HOWARTH 1957, 1958) est très intéressante car c'est une forme clef dans l'évolution des *Pleuroceras* (voir plus bas). Ces formes proviennent du niveau 19 de Kettleness et du niveau 37 de Hawsker (Yorkshire) (voir HOWARTH 1955).

Leur variabilité réside essentiellement dans la densité costale où l'itinéraire de *elaboratum* «grossier» est décalé vers la tendance peramorphique par accélération (fig. 17). Les développements ontogénétiques de la forme «grossière» et de la forme «fine» que ce soit pour l'ombilic (O/D) et pour l'épaisseur relative des tours (E/D) sont absolument identiques.

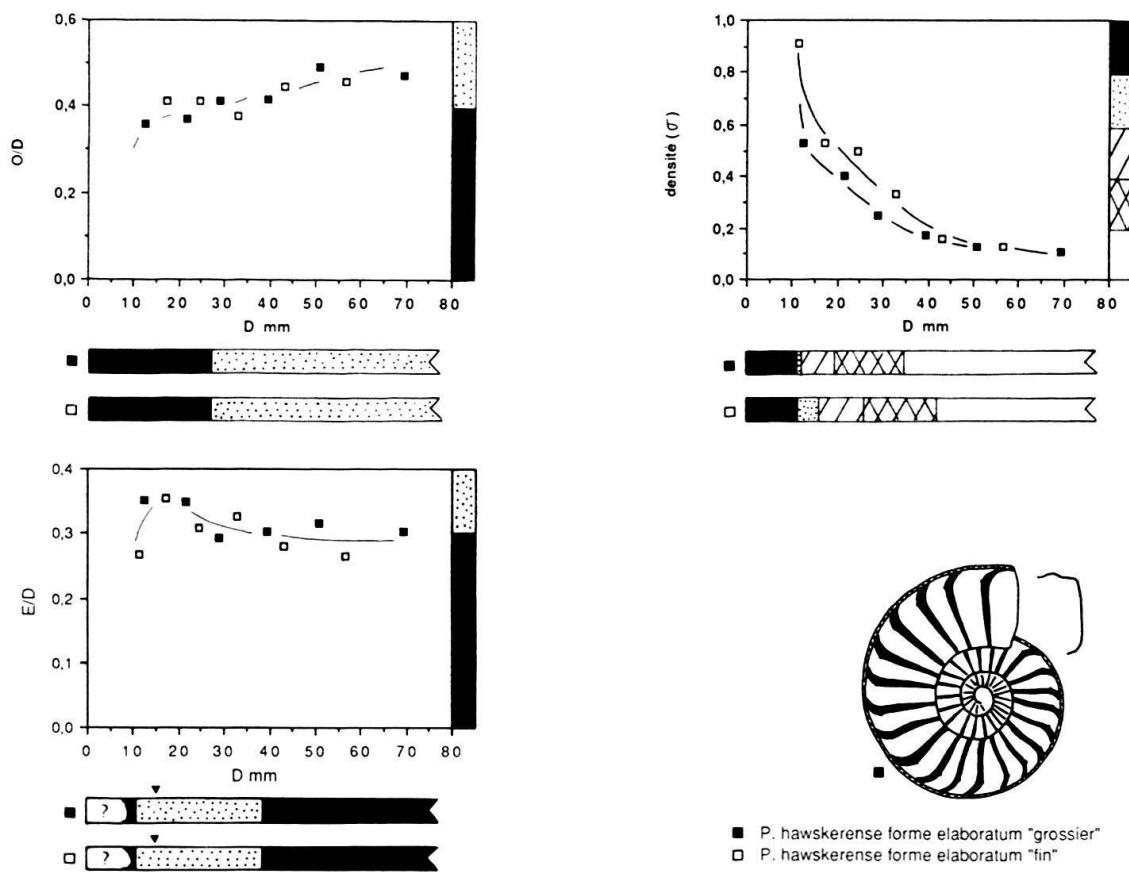


Fig. 17. Trajectoires ontogénétiques de *Pleuroceras hawskerense* forma *elaboratum* (SIMPSON) pour l'ombilic (O/D), l'épaisseur relative des tours (E/D) et la densité costale ( $\sigma$ ) par rapport au diamètre (D). Les cartouches illustrent directement les différents stades ontogénétiques.

2.2.7 *Pleuroceras hawskerense* (Y. et B.)

Ces formes, derniers représentants connus des *Pleuroceras* présentent à nouveau une variabilité morphologique qui se manifeste surtout dans l'espacement costal (fig. 18).

Pour l'ombilic (O/D) et pour le rapport E/D, les itinéraires ontogénétiques sont confondus. Parfois la section peut être cependant un peu plus comprimée dans le dernier

stade adulte chez les formes à ornementation un peu plus fine et dense. Cela n'apparaît pas dans la figure 18. Pour la densité costale à l'image de ce que nous avons toujours observé chez les Amaltheidae, l'itinéraire ontogénétique de la forme «grossière» est décalé et représente la tendance peramorphique par accélération par rapport à la forme «fine». Dans notre cas elle est mise en valeur entre 30 et 90 mm de diamètre.

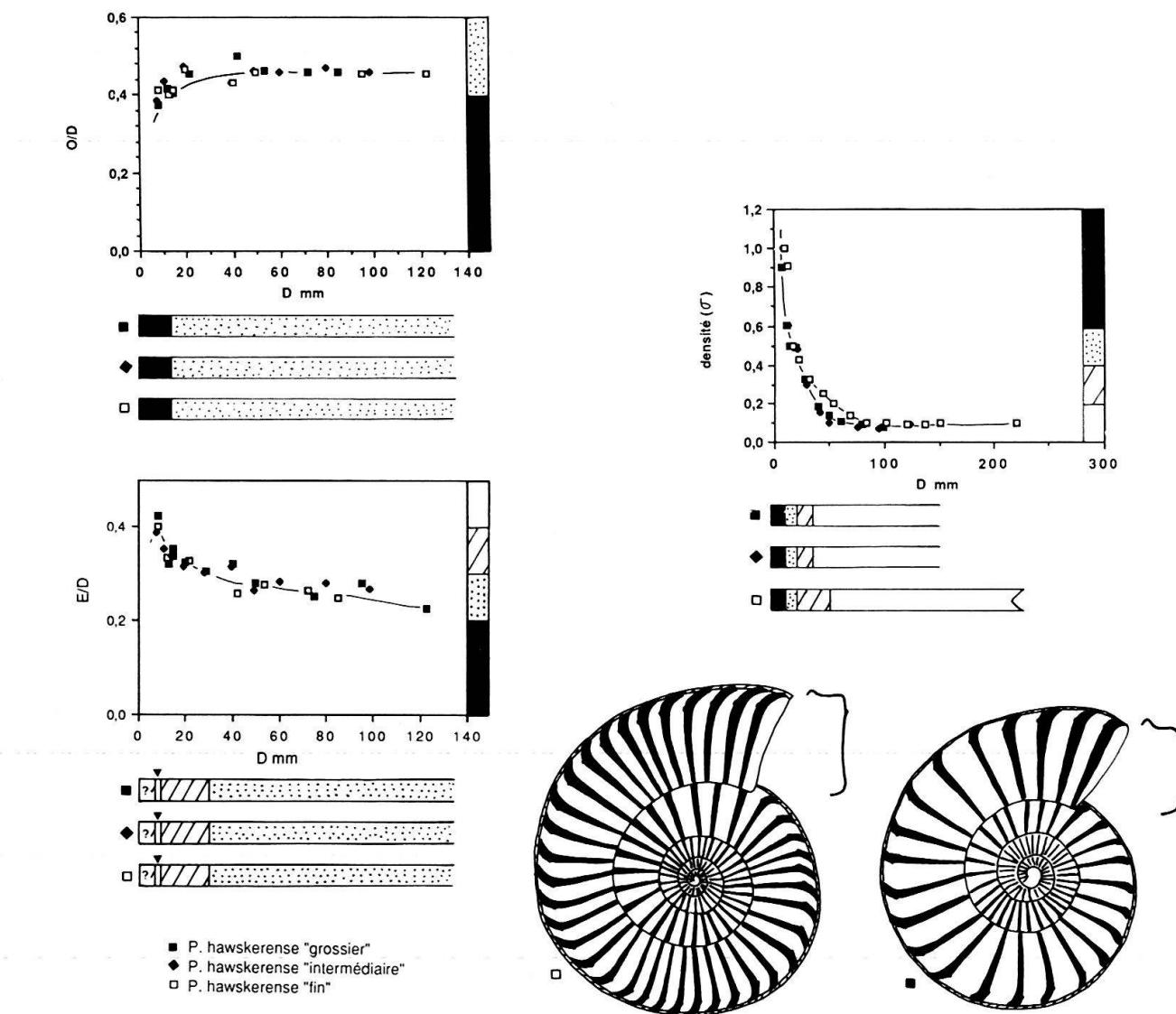


Fig. 18. Trajectoires ontogénétiques de *Pleuroceras hawkerense* (Y. & B.) pour l'ombilic (O/D), l'épaisseur relative des tours (E/D) et la densité costale ( $\sigma$ ) par rapport au diamètre (D). Les cartouches illustrent directement les différents stades ontogénétiques.

### 3. L'évolution des Amaltheidae

L'analyse ontogénétique des Amaltheidae permet de mieux interpréter la forte variabilité morphologique de cette famille et le nombre peu élevé de taxons qui en fait la composent. Pourtant il nous paraît préférable de maintenir l'usage de certains taxons, entre autres ceux utilisés jusqu'à présent dans la nomenclature biostratigraphique afin de